Untersuchungen über angeborene Verhaltensweisen des Schabrackentapirs (Tapirus indicus) und des Flachlandtapirs (Tapirus terrestris)

Inauguraldissertation

der Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Friedrich-Alexander-Universität Erlangen-Nürnberg

zur

Erlangung des Doktorgrades

vorgelegt von

Wolfgang von Richter
aus Karlsruhe

Berlin
Duncker und Humblot
1966

1965

1966 W 123

Als Dissertation genehmigt

von der Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Universität Erlangen-Nürnberg

Tag der mündlichen Prüfung: 21. 7. 1965

Dekan: Universitätsprofessor Dr. Th. Ernst

Berichterstatter: Tiergartendirektor Dr. A. Seitz

Berichterstatter: Universitätsprofessor Dr. H. J. Stammer

Berichterstatter: Universitätsprofessor Dr. W. Neuhaus

Sonderdruck aus: Zoologische Beiträge
Neue Folge, Band 12, Erstes Heft

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Erlangen-Nürnberg)

Untersuchungen über angeborene Verhaltensweisen des Schabrackentapirs *(Tapirus indicus)* und des Flachlandtapirs *(Tapirus terrestris)*

Von

WOLFGANG VON RICHTER

(Mit 29 Abbildungen)

Eingegangen am 3. Mai 1965

Einleitung

In den letzten Jahren ist das Verhalten der verschiedensten Säugetiere sehr ausführlich beschrieben worden. Bei den Perissodactyla beschäftigten sich mit dem Verhalten der Equidae vor allen Dingen Antonius, Ebhardt, Trumler und Zeeb. Den Nashörnern widmeten sich u. a. Backhaus, Lang, Sody und Ullrich. Die dritte Familie der Unpaarhufer, die Tapiridae, wurde auf ihr Verhalten noch nicht eingehend untersucht. Lediglich Schneider berichtet in einer kurzen Abhandlung aus dem Zoologischen Garten Leipzig über die Fortpflanzung und die Jugendentwicklung des Schabrackentapirs; die Beobachtungen konnten nicht fortgeführt werden, da die Tiere bald darauf an Tuberkulose verendet sind. Die vorliegende Arbeit soll dazu beitragen, diese Lücke zu schließen. Darüber hinaus erscheint es mir sehr interessant und lohnend, einen Vergleich bestimmter Verhaltensweisen innerhalb der Unpaarhufer durchzuführen.

Die Beobachtungen, die dieser Arbeit zu Grunde liegen, stammen ausschließlich aus deutschen und ausländischen zoologischen Gärten.

In der Arbeit verwende ich folgende Synonyma:

Tapirus indicus = Schabrackentapir = Malayischer Tapir,
Tapirus terrestris = Flachlandtapir = Amerikanischer Tapir.

Tabelle 1
Verzeichnis der beobachteten Tiere

Ort	Zeit	Art und Anzahl
Nürnberg	Mai 1962 bis zum Abschluß der Arbeit im Okt. 1964; mit Unterbrechungen.	1 , 2 *T. indicus*
Basel	3. 9.—21. 9. 1963	1 , 2 *T. indicus*
München	12. 9.—28. 9. 1962; häufige tageweise Beobachtungen.	3 , 5 *T. terrestris*
Frankfurt	7. 2. —11. 2. 1963	1 , 1 *T. terrestris*

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. H. J. Stammer, danke ich sehr herzlich dafür, daß er mir diese Arbeit vermittelt hat und mir immer Hilfe und Unterstützung bei der Durchführung zuteil werden ließ. Herrn Dr. A. Seitz, dem Direktor des Nürnberger Tiergartens, in dem ich den Großteil der Untersuchungen durchgeführt habe, danke ich besonders für die Betreuung der Arbeit und mannigfache Unterstützung in Rat und Tat.

Weiterhin gilt mein Dank für ihr verständnisvolles Entgegenkommen und ihre Hilfsbereitschaft während meiner Untersuchungen den Herren Direktoren Prof. Dr. Dr. B. Grzimek, Zooloogischer Garten Frankfurt/Main, H. Heck, Tierpark Hellabrunn, München, Dr. E. M. Lang, Zoologischer Garten Basel/Schweiz und ihren Mitarbeitern.

I. Lokomotion und Körperhaltungen

Bei *T. indicus* und *T. terrestris* finden sich die drei Bewegungsweisen, die allen Huftieren gemeinsam sind.

Die häufigste Gangart ist der Schritt. Beim Anheben der Extremitäten werden die Phalangen durch die Unterarm- bzw. Unterschenkelmuskulatur zusammengezogen, um beim Aufsetzen auf den Boden wieder gespreizt zu werden. Es kommen dabei am Vorderbein folgende Muskeln zur Wirkung (Campbell 1936): der M. extensor digitorum communis, m. ext. digit. lateralis, m. flexor digitorum profundus und der m. flexor digit. sublimis. In größerer Erregung fallen die Tiere in die nächst schnellere Gangart, ins Traben. Der Trab unterscheidet sich nicht wesentlich von dem der Equiden. Die schnellste Gangart, Galopp, beobachtete ich nur beim Paarungsvorspiel und in ähnlichen Erregungszuständen.

Hin und wieder konnte ich einzelne Tapire beim Überwinden von Einfriedigungen überraschen. Die Tiere stellten ihre Vorderbeine auf das Hindernis und drückten sich dann mit der Hinterhand ab; ein nicht ausgewachsenes amerikanisches Tapirmännchen übersprang auf diese Weise ein 90 cm hohes Gitter.

Nach Freilandbeobachtungen sollen die Tapire sehr gewandte Schwimmer sein. Ich hatte leider keine Möglichkeit, die Tapire in so tiefes Wasser zu bringen, daß sie sich schwimmend hätten fortbewegen müssen. In den Freigehegen mit Wasserbecken suchten die Tapire während ihrer Aktivitätsphase sehr gern das Wasser auf, natürlich besonders bei heißem und schwülem Wetter. Die Tiere hielten sich im Becken verschieden lang auf, manche Indi-

Abb. 1: Schabrackentapire beim Auftauchen

viduen blieben so lang wie möglich im Wasser, andere kamen bereits nach kurzer Zeit wieder ans Land. Oftmals tauchten die Tapire völlig unter. Sie zeigten dabei eine typische Gesichtsmimik; die Ohren werden waagrecht nach hinten mit dem Ohrtrichter nach unten an den Kopf gepreßt, die Augen sind geschlossen (Abb. 1). Sehr häufig konnte ich dabei beobachten, daß die untergetauchten Tiere mit Zweigen oder ähnlichem im Maul wieder an die Wasseroberfläche kamen und zu fressen begannen. In Nürnberg sah ich einmal die Schabrackentapire, wie sie auf einer Wiese, die ca. 5 cm unter Wasser stand, nach Nahrung suchten; Gras und Zweige fraßen sie dann über Wasser. Im Brehm (1915) wird diese Art der Nahrungsaufnahme auch beschrieben.

Bewegen sich die Tiere nicht aktiv in dem ihnen zur Verfügung stehenden Raum, sondern lagern sich am Boden, so lassen sich verschiedene Körperhaltungen beobachten. Ich habe sie folgendermaßen aufgeteilt.

Ruhelage, Dösen und Schlafstellung

Die Tiere liegen mit der Bauchseite dem Boden auf. Die Vorderbeine sind meistens nach vorn ausgestreckt; sie können aber

auch im Metacarpalgelenk eingeknickt werden, so daß die Tapire dann auf der Vorderseite der Metacarpalia liegen. Die Hinterhand[1] ruht bei *T. indicus* entweder auf dem linken oder rechten Oberschenkel; eine Bevorzugung eines bestimmten Hinterbeines

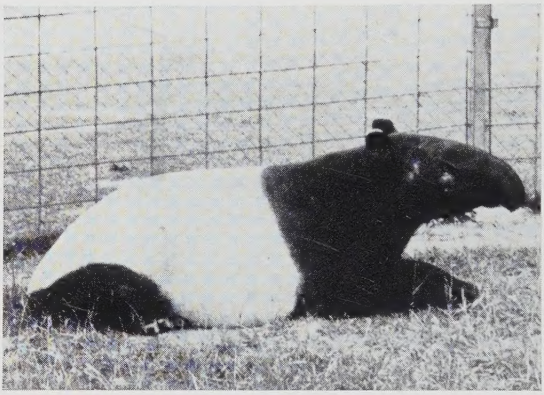


Abb. 2: Schabrackentapir in normaler Ruhelage

Abb. 3: Schabrackentapir in dösender Stellung

konnte ich nicht beobachten. *T. terrestris* dagegen liegt auf beiden Hinterschenkeln (vgl. S. 74). Der Kopf ist erhoben, die Tiere betrachten aufmerksam ihre Umgebung. Die Tiere liegen in normaler Ruhelage (Abb. 2). Dieser Stellung folgt ein Zustand, der dem vorherigen weitgehend ähnelt. Nur wird in diesem Fall der

[1] „Die Nachhand (= Hinterhand) ist somit der hinter dem Rumpf liegende (Pferde)körper, beginnend mit dem Kreuzbein ... Zu ihr gehören also die Hinterextremitäten." W. Duerst „Die Beurteilung des Pferdes" Stuttgart 1922.

Kopf nicht mehr erhoben getragen, sondern entweder auf den Boden oder die ausgestreckten Vorderbeine gelegt; die Augen sind dabei meist geschlossen (Abb. 3). Die Tiere folgen den Vorgängen ihrer Umwelt nicht mehr mit voller Aufmerksamkeit. Es ist dies bereits der Übergang zum

D ö s e n. Das Tier hat sich aus der Ruhelage in eine verstärkte Seitenlage gewälzt. Der Tapir liegt noch auf dem rechten oder linken Hinterbein, die Vorderbeine sind nahezu auf eine Seite gelegt, der Kopf liegt mit dem Unterkiefer dem Boden auf. Oftmals lehnen sich die Tiere gegen eine Wand oder gegeneinander. In dieser Stellung wird ein großer Teil der inaktiven Tages- und Nachtperioden verbracht.

Die letzte Körperstellung am Boden ist die S c h l a f s t e l l u n g. Die Tapire liegen dabei völlig auf der Seite, die Extremitäten werden vom Körper weggestreckt. Der Kopf wird ebenfalls seitwärts auf den Boden gelegt (Abb. 4). In dieser Lage konnte ich die Tapire nur zu Zeiten des Tiefschlafes beobachten, außerdem säugen beide Arten in dieser Stellung.

Abb. 4: Schabrackentapir in Schlafstellung

Erweckt ein anderes Tier oder ein Gegenstand die Aufmerksamkeit des Tapirs, so wendet er sich mit dem Kopf in diese Richtung und nimmt eine besondere, eine sichernde Haltung ein. Die Ohren werden nach vorn gestellt, der Rüssel wird lang ausgedehnt und hin und her bewegt, zwischendurch wird er auch kontrahiert; das Tier windet. Erfolgt dieser Vorgang im Stehen, so wird dabei oftmals ein Vorderbein angehoben. Der Tapir bietet einen Anblick gespannter Aufmerksamkeit. Je nach der beobachteten Situation

bleibt das Tier stehen, geht noch einen Schritt näher heran oder ergreift die Flucht.

Aufstehen und Niederlegen

Das Aufstehen und Niederlegen erfolgt prinzipiell wie bei allen anderen Unpaarhufern: beim Niederlegen geht der Tapir zuerst mit der Hinterhand herunter, die Vorderhand folgt anschließend. Entsprechend erhebt sich der Tapir zuerst mit der Vorderhand, um dann die Hinterhand folgen zu lassen.

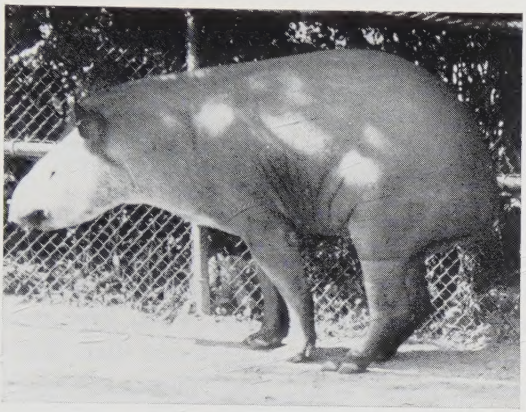
Die einzelnen Phasen des Bewegungsablaufes lassen sich folgendermaßen beschreiben: Der Schabrackentapir begibt sich zunächst aus der Schlaf- oder Seitenlage in die Ruhelage, wenn er sich erheben will; die Vorderbeine werden gerade ausgestreckt, der Kopf in die Höhe gehoben. Gleichzeitig damit verbunden ist eine Gewichtsverlagerung auf die Hinterhand. Unter ruckartigem Hochwerfen des Kopfes werden nun die Vorderbeine schrittweise an den Körper herangeführt, bis sich das Tier fast in sitzender Stellung befindet. Jetzt wird das Körpergewicht wieder auf die Vorderhand verlagert, gleichzeitig stemmt sich der Tapir hinten mit dem Bein hoch, das parallel neben dem Rumpf dem Boden aufliegt. Während dieses Hochstemmens wird das sogenannte „Lagebein", auf dem der Tapir ruhte, unter dem Körper hervorgezogen und neben die andere Hinterextremität auf den Boden aufgesetzt. Der Tapir steht wieder auf allen vier Beinen, noch ist aber der Rücken nach oben durchgebogen; durch einen Schritt vorwärts nimmt das Tier wieder eine normale Haltung ein.

Beim Flachlandtapir ist eine Abweichung dadurch gegeben, daß der Amerikanische Tapir in der Regel nicht auf einem Hinterbein ruht, so daß das Hervorziehen des „Lagebeines" unter dem Körper wegfällt.

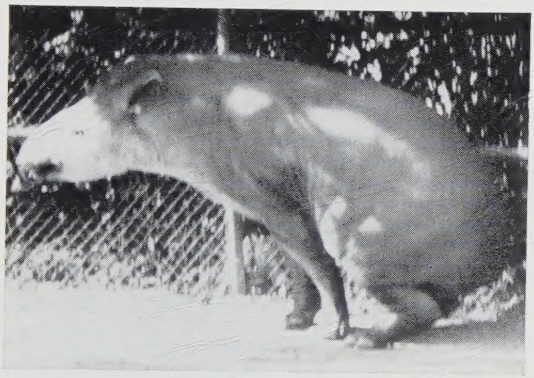
Das Niederlegen erfolgt bei *T. indicus* in folgender Weise. Der Tapir rüsselt zunächst an dem von ihm auserwählten Lageplatz und tritt hin und her; dasselbe Verhalten vor dem Niedertun beschreibt Trumler (1959 b) bei Böhm-Zebras. Die Tiere inspizieren also vor dem Ablegen ihren Lagerplatz. Als nächstes setzt der Tapir die Hinterbeine Schritt für Schritt unter den Körper, so daß ein runder Rücken entsteht. In dieser Phase wird das Körpergewicht auf die Vorderbeine und ein Hinterbein verlagert. Mit dem entlasteten Hinterbein führt der Schabrackentapir jetzt mehr

oder weniger ausgeprägte Scharrbewegungen in Richtung unter den Körper aus. Anschließend knickt das belastete Hinterbein im Sprunggelenk ein, das unbelastete Bein wird unter den Körper ge-

a



b



c

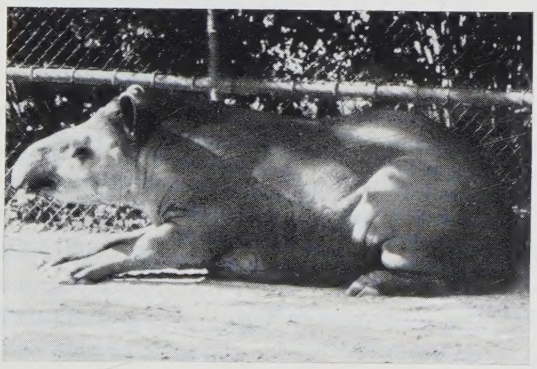


Abb. 5 a—c: Flachlandtapir beim Niedertun

schoben. Der Tapir läßt sich langsam auf die Hinterhand nieder. Nun befindet sich das Tier in einer sitzenden Stellung. In der folgenden Phase werden die Vorderbeine abwechselnd nach vorn gebracht, bis sie dem Boden aufliegen. Mit einer abschließenden Bewegung legt sich der Tapir bequem hin. Er liegt jetzt so, daß die gesamte Hinterhand auf e i n e m Hinterbein, dem „Lagebein", ruht. Das andere Bein liegt parallel zum Körper; beide Hinterextremitäten weisen damit also auf eine Seite (Abb. 2). Das Niedertun kann sowohl über die linke als auch über die rechte Seite erfolgen.

Neben dem eben beschriebenen Vorgang konnte ich auch noch einen etwas abgeänderten Ablauf des Niedertuns beobachten. Es fällt das Scharren mit dem „Lagebein" weg, das auch nicht mehr eindeutig unter den Körper geführt wird. Erst wenn der Tapir seine Vorderbeine am Boden ausgestreckt hat, wälzt er sich so, daß er wieder auf einem Hinterbein ruht.

Bei einem einen Tag alten Schabrackentapir konnte ich beide Verhaltensweisen feststellen.

Die Flachlandtapire begeben sich dagegen stets ohne vorheriges Scharren und ohne ein „Lagebein" unter den Körper zu schieben, in die Ruhelage. *T. terrestris* setzt die Hinterbeine Schritt für Schritt unter den Körper, bis die Hinterbeine dicht hinter den Vorderbeinen stehen. Jetzt läßt sich der Tapir langsam auf die Hinterhand nieder (Abb. 5 a—c). Wenn sich das Tier dann in der Ruhelage befindet, liegen die Hinterbeine rechts und links dem Boden auf. Die Jungtiere beider Arten führen in den ersten Tagen nach der Geburt die Bewegungsweise auf dieselbe Art und Weise aus. Sie treten etwas oder gar nicht mit den Hinterbeinen unter den Körper und lassen sich dann mit der Hinterhand auf den Boden nieder. Die Vorderbeine werden in der Art der adulten Tiere nach vorn gebracht.

Der Unterschied beim Niedertun der beiden Tapirarten läßt sich aus dem verschiedenen Körpergewicht und den Körperproportionen erklären. Der Amerikanische Tapir ist leichter und graziler gebaut als der Malayische Tapir. Das geringere Gewicht und die besseren Körperproportionen erlauben es dem Flachlandtapir sich auf die beschriebene Weise niederzutun. Die Jungtiere mit ihrem kleineren Gewicht und den verhältnismäßig langen Beinen legen sich deswegen ebenfalls so nieder. Der Bewegungsablauf des Niedertuns ist also keinesfalls starr, sondern richtet sich nach den

morphologischen Gegebenheiten. Dafür spricht außerdem, daß sich der Schabrackentapir auch ohne Scharren in Richtung unter den Körper in die Ruhelage begeben kann.

Das Niedertun beim Schwarzen Nashorn *(Diceros bicornis)* und bei den Equiden (Trumler 1959 b) erfolgt auf ähnliche Art und Weise wie beim Schabrackentapir; die Hinterbeine liegen hier auch mehr oder weniger auf einer Seite.

II. Nahrung und Nahrungsaufnahme

Tapire sind reine Pflanzenfresser und ernähren sich hauptsächlich von Blättern (Sanborn und Watkins 1950), verschmähen aber auch Feldfrüchte und ähnliches nicht (Brehm 1915).

Abb. 6: Schabrackentapir mit maximal ausgestrecktem Rüssel (aus dem Archiv des Nürnberger Tiergartens)

Bei der Nahrungsaufnahme spielt der Rüssel eine wesentliche Rolle. Die Tiere können ihre verlängerte Oberlippe mit Hilfe verschiedener Muskelzüge (M. maxillolabialis und M. nasolabialis) (Bourdelle 1955) extrem kontrahieren und verlängern (Abb. 6). Brehm (1915) gibt für einen vollständig kontrahier-

ten Rüssel 7 cm, für einen maximal ausgedehnten Rüssel 16 cm an. Am distalen Ende des Rüssels befindet sich auf der Unterseite ein knopfartiger Wulst (Abb. 7).

Findet ein Tapir in erreichbarer Höhe Zweige oder Blätter, so verlängert er seinen Rüssel so lange, bis er den Zweig erreichen kann. Der Zweig wird mit Hilfe des Wulstes gegen den Unterteil des Rüssels gepreßt; er ist somit von allen Seiten vom Rüssel umgeben, der anschließend kontrahiert wird; dabei reißen dünne Zweige oder Blätter bereits ab. Stärkere Äste werden auf die gleiche Art ans Maul herangeholt und dann abgebissen. Nach Feldbeobachtungen von Sanborn und Watkins (1950) ist der Malayische Tapir dabei sehr wählerisch und nimmt immer nur wenige Blätter oder Zweige von einem Busch.

Abb. 7: Kontrahierter Rüssel eines Schabrackentapirs

Gras, Heu, Maisblätter oder ähnliche Nahrungsmittel, die den Tapiren in Gefangenschaft geboten werden, zieht das Tier mit dem Rüssel bis an das Maul, wo es dann die Zähne erfassen können. Halbfeste Nahrung, z. B. Reisbrei, wird saugend wie jede andere Flüssigkeit aufgenommen; der Rüssel ist dabei völlig kontrahiert.

Haben die Tapire eine Wiese als Freigehege, dann bewegen und benehmen sie sich wie Equiden. Sie gehen Schritt für Schritt durch den Auslauf und beißen das Gras wie die Pferde mit den Incisivi ab; der Rüssel wird dabei kontrahiert.

Können die Tapire Blätter oder Zweige nicht erreichen, weil sie zu hoch sind, so werden Gehegeumzäunungen, Wände und Art-

genossen benützt, auf die sich die Tiere mit den Vorderbeinen stellen, um so an die Nahrung zu gelangen.

Vergleicht man innerhalb der Perissodactyla die Größe und Beweglichkeit der Oberlippe, so läßt sich sehr deutlich ein Zusammenhang mit der Biologie der jeweiligen Art feststellen.

Die Tapire als ausgesprochene Blätter- und Zweigfresser besitzen die größte und beweglichste Oberlippe. Bei den Rhinocerotidae lassen sich zwei Lippenausbildungen feststellen. Einmal hat die Oberlippe noch einen fingerförmigen Fortsatz, wie es sehr deutlich bei *Diceros bicornis* ausgebildet ist, das Spitzmaulnashorn lebt aber auch fast ausschließlich von Zweigen und Blättern, die es mit Hilfe der Oberlippe an das Maul heranholt. Das Breitmaulnashorn *(Diceros simus)* nimmt vorwiegend Gras zu sich, das mit den Zähnen abgebissen wird. Entsprechend hat es keine verlängerte Oberlippe. Bei den asiatischen Nashörnern läßt sich vergleichbares beobachten. *Rhinoceros sondaicus* hat einen ausgeprägten fingerförmigen Fortsatz der Oberlippe; es ist ein ausgesprochener Waldbewohner und ernährt sich von Zweigen und Blättern. Dieselben Verhältnisse finden sich bei *Dicerorhinus sumatrensis*. Etwas geringer entwickelt ist der fingerförmige Fortsatz bei *Rhinoceros unicornis*, das die offenen Sumpfgebiete bewohnt und sich von den Schößlingen des Elefantengrases und ähnlichem ernährt (U l l r i c h 1964). In Basel konnte ich aber ein Indisches Panzernashorn beobachten, das teilweise sehr geschickt mit der verlängerten Oberlippe und der Unterlippe einzelne Blätter abpflückte und zum Maul führte.

Die Equiden haben eine Oberlippe ohne eine rüsselartige Verlängerung. Alle Pferdeartigen sind reine Grasfresser, die ihre Nahrung mit den Incisivi abbeißen. Auf die tapirartige Beweglichkeit der Oberlippe bei Zebras, die auch eine entsprechende Innervierung aufweist, macht H e d i g e r (1952) aufmerksam.

Außer zur Nahrungsaufnahme hat der Rüssel auch noch eine große Bedeutung als Tastorgan; er ist mit vielen vibrissenartigen Haaren besetzt, die sich besonders am distalen Ende finden. Bewegt sich der Tapir im Freigehege oder in seinem Stall umher, so wird der Rüssel ständig ausgedehnt und wieder kontrahiert. Der Tapir berüsselt so Boden, Wände und alle fremden Gegenstände; aber auch die Gehegegenossen sowie andere Tiere werden so betastet. Bringt man einen Tapir in einen fremden Raum, so verstärkt sich sofort das Rüsseln. Das Tier wird sich dabei natürlich auch geruchlich informieren, aber besonders taktile Reize perzi-

pieren. Als dämmerungs- und nachtaktives Tier mit einem schlechten optischen Sinn ist die taktile Empfindlichkeit von großer Bedeutung.

Die Equiden besitzen ebenfalls noch eine sehr empfindliche Oberlippe. Es sei in diesem Zusammenhang daran erinnert, daß bei Pferden äußerst selten Fremdkörper aus dem Magen entfernt werden müssen, während das bei Rindern häufiger vorkommt. Das ist auf die unterschiedliche Nahrungsaufnahme zurückzuführen (Pferde beißen das Gras ab, Rinder reißen es mit der Zunge ab). Bei erstem Vorgang tastet die empfindliche Lippe den Boden ab, im letzten Fall kommt die Lippe mit dem Boden gar nicht in Berührung.

III. Miktion und Defäkation

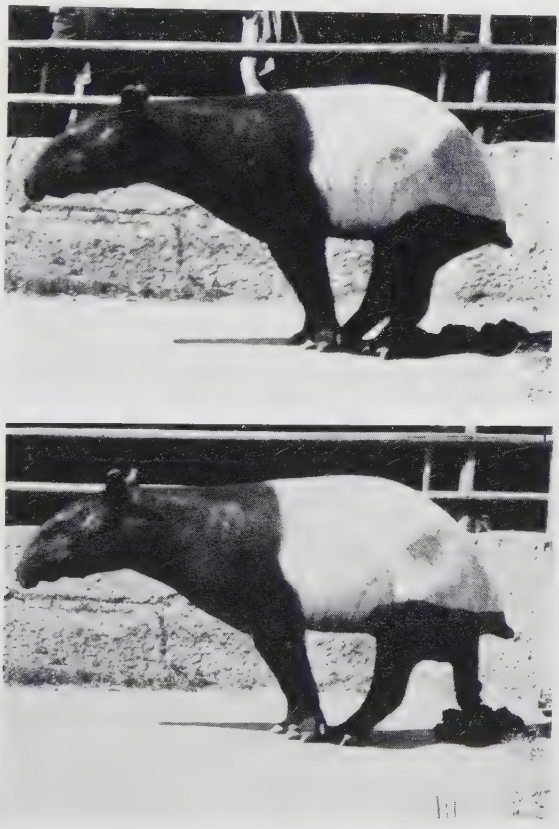
Männchen und Weibchen harnen in der gleichen Stellung: die Hinterbeine werden schrittweise unter den Körper genommen, so daß ein runder Rücken entsteht; die Hinterbeine werden dabei leicht nach außen gesetzt (Abb. 8). Die Jungtiere harnen auf die gleiche Art und Weise. Die weiblichen Tapire harnen häufiger, da die Männchen einen Großteil des Harns verspritzen (s. S. 82). Eine feste Bindung an eine bestimmte Harnstelle konnte ich nicht fest-

Abb. 8: Männlicher Flachlandtapir beim Harnen

stellen. Sehr häufig wurde in das Stroh- oder Heulager geharnt. Einzelne Individuen suchten manchmal zur Miktion eine bestimmte Stelle im Gehege oder im Stall auf. Naundorff (1953) be-

schreibt, daß ein junger Bergtapir *(T. pinchaque)* immer in seinen Lagerplatz harnte.

Stand den Tapiren ein Wasserbecken zur Verfügung, so wurde ausschließlich ins Wasser geharnt. Die Tiere gehen dabei zum Teil so weit ins Wasser, daß nur noch Kopf und Schulter herausragen. Bei zwei *terrestris*-Weibchen und einem *indicus*-Männchen wurde jeweils einmal beobachtet, daß vor dem Harnen alternierend mit den Hinterbeinen gescharrt wurde, wie es beim Kotabsetzen die Regel ist.



a

b

Abb. 9 a—b: „Kot-Zeremoniell" des Schabrackentapirs

Der Kot wird von allen Tieren, die zusammen in einem Gehege gehalten werden, an einem bestimmten Platz abgesetzt. Nach eigenen Beobachtungen und den Aussagen der Tierpfleger bleiben

die Kotplätze über lange Zeiten fest. Im Stall sind die Kotplätze in der Regel in größtmöglicher Entfernung vom Lager zu finden. Einzelne Tiere setzten den Kot gelegentlich auch neben oder sogar in das Lager ab. Das Koten erfolgt in einem sogenannten „Kot-Zeremoniell" (vgl. Pilters 1954). Die Tiere begeben sich zum Kotplatz, rüsseln kurz am Boden oder am bereits vorhandenen Kot, scharren abwechselnd mit dem rechten und linken Hinterbein mehrmals, setzen dann die Hinterbeine unter den Körper und koten. Der Schwanz wird dabei abgespreizt und die Ohren während des Pressens angelegt. Nach dem Koten wird abermals alternierend mit den Hinterbeinen gescharrt, die Füße kommen dabei mit dem Kot selten in Berührung (Abb. 9 a—b).

Die Intensität des Scharrens vor und nach dem Koten ist sehr unterschiedlich; bei den Flachlandtapiren in Hellabrunn ist das Scharren nach dem Koten sehr gering ausgebildet; in vielen Fällen wird anschließend gar nicht mehr gescharrt. Vor und nach dem Koten scharren die Amerikanischen Tapire in Frankfurt immer; ebenso ist es auch bei den Schabrackentapiren in Nürnberg und Basel, wenn auch Häufigkeit und Stärke recht verschieden sein können.

Haben die Tiere die Möglichkeit ins Wasser zu gehen, so wird fast ausschließlich ins Wasser gekotet; in den wenigen Fällen, wo nicht direkt ins Wasser gemistet wird, erfolgt die Defäkation in unmittelbarer Nähe des Wasserbeckens.

Diese Beobachtungen in Gefangenschaft decken sich mit Freilandbeobachtungen von Krieg (1948) und Kuelhorn (1955) am *T. terrestris*. Sie schreiben, daß sie in den Suhlen und Wasserlöchern, die von den Tapiren aufgesucht werden, Kot in großen Mengen gefunden haben. Für *T. indicus* konnte ich leider ein solches Zitat nicht finden; es ist aber anzunehmen, daß sich der Schabrackentapir ebenso verhält.

Bei den Zoobeobachtungen konnte ich feststellen, daß das „Kot-Zeremoniell" im Wasser so gut wie gar nicht ausgeführt wird. Wenn überhaupt gescharrt wird, beschränkt es sich auf Intentionsbewegungen vor dem Koten. Die Jungtiere beider Arten führen das Zeremoniell bereits beim erstmaligen Koten nach ca. 36 Stunden vollständig aus. Wir haben es also eindeutig mit einem angeborenen Verhalten zu tun.

Kommt diesem eigenartigen Verhalten bei der Defäkation eine besondere Bedeutung zu? Ich will im folgenden versuchen, eine Erklärung dafür zu bringen.

Bei den beiden anderen Gruppen der Unpaarhufer finden wir ebenfalls eine Koppelung der Defäkation mit dem Scharren. Bei den Pferden wird mit einem Vorderbein mehrmals kurz hintereinander gescharrt. Es tritt dieser Vorgang aber nur in der sozialen Auseinandersetzung auf und ist ein Ausdrucksmittel des Drohens und der Territoriumsmarkierung. Die normale Defäkation erfolgt dagegen ohne Scharren (Schloeth 1958). Als Ausdrucksmittel kann das „Kot-Zeremoniell" bei den Tapiren nicht betrachtet werden; beide Tapir-Arten leben solitär.

Bei den ebenfalls solitär lebenden Nashörnern läßt sich ein ähnliches Zeremoniell wie bei den Tapiren beobachten. Außer den Hinterbeinen zum Verstreuen des Kotes nimmt das Spitzmaulnashorn auch sein Horn dabei zu Hilfe. Ullrich (1964) beschreibt beim Indischen Panzernashorn zwei Möglichkeiten des Kotabsetzens und bringt dazu folgende Erklärung.

Auf den sogenannten „öffentlichen Wechseln", die von allen Nashörnern begangen werden, finden sich feste Kotplätze, die von verschiedenen Tieren benutzt werden. Diese Plätze liegen an den Eingängen zu den tunnelartigen Wechseln im Elefantengras; die Kotplätze markieren also diese Eingänge. Auf den „privaten Wechseln", die nur von einzelnen Tieren benutzt werden, findet sich ebenfalls Kot. Nur wird er hier nicht in großen Haufen abgesetzt, sondern mit den Hinterbeinen verstreut. Dadurch vertrocknet er schneller. und der „private Wechsel" wird olfaktorisch nicht markiert.

Solche exakten Freilandbeobachtungen fehlen leider für die Tapire. Hediger (1948) schreibt, daß vor allen Dingen der Malayische Tapir seinen Kot durch Scharren mit den Hinterbeinen verstreut und sieht darin eine Markierung. Ein Verstreuen mit den Hinterbeinen konnte ich in keinem Fall beobachten; den Nürnberger Tapiren stand ein sehr großes Freigehege zur Verfügung, so daß eine Beeinflussung durch die Zooverhältnisse nicht in Betracht kommen dürfte. Sody (1959) bezweifelt überhaupt, daß der Tapir auf diese Weise markiert. Meine Beobachtungen sprechen auch dafür, daß der Tapir mit dem Kot keine Reviermarkierung vornimmt. Thom (1937) berichtet, daß er den Kot des

Malayischen Tapirs nur manchmal in großen Haufen gefunden hat. Krieg (1948) und Kuelhorn (1955) schreiben, daß sie den Kot in und um die Wasserlöcher herum sahen, die von den Tapiren aufgesucht werden. Es ist anzunehmen, daß bei der Berührung des Tapirs mit dem Wasser der Vagusnerv gereizt wird, und es so zur Defäkation kommt. Das Nürnberger Weibchen setzte regelmäßig Faeces ab, wenn es mit Wasser abgespritzt wurde.

Eine Territoriumsmarkierung wird dagegen von den Tapiren durch stoßweises Verspritzen von Harn vorgenommen. Der Harn wird dabei immer an festen Punkten im Gehege abgegeben, den Markierungsstellen. An diesen Fixpunkten markierten ausnahmslos nur die Männchen. Sie spreizen dabei den Schwanzstummel ab und geben den Harn mit nach rückwärts gerichtetem Penis in starkem Strahl ab.

Das Markieren erfolgt auf eine ganz bestimmte Art und Weise. Das Männchen nähert sich dem Markierungsplatz, nimmt eine Geruchsprobe vor, wendet sich um und spritzt einmal oder auch mehrere Male hintereinander. Anschließend wird wiederholt mit den Hinterbeinen alternierend gescharrt. Häufig wird dann nochmals markiert. Das Scharren kann aber auch bereits vor dem Spritzen erfolgen. Regelmäßig war aber Scharren mit dem Markieren verbunden.

Bei *Diceros bicornis* und bei *Rhinoceros unicornis* konnte ich das Markieren auf diese Weise ebenfalls beobachten. Backhaus (1964) beschreibt dieses Verhalten auch beim Breitmaulnashorn.

Neben dieser eindeutigen Verwendung des Harns zum Markieren konnte ich die Tiere auch in anderen Situationen Harn verspritzen sehen. Sehr häufig begaben sich sowohl Männchen als auch Weibchen zur Markierungsstelle, rüsselten dort und verspritzten Harn ohne vorheriges oder späteres Scharren. Außer diesem Harnverspritzen an der Markierungsstelle konnte ich beobachten, daß beide Geschlechter frei ins Gehege oder in den Stall Harn versprühten. All diesen Situationen, in denen Harn auf diese Art abgegeben wurde, war gemeinsam, daß sich die Tiere in großer Erregung befanden.

Die Tiere des Baseler Zoos verspritzten regelmäßig Harn, wenn sie aus dem Stall in das Freigehege getrieben wurden. Ein anderes Tier gab Harn in größeren Mengen ab, als es in den Absperrungsgraben gerutscht war. Häufig spritzen die Tiere auch,

wenn sie nachts aus den Boxen zu den anderen Tapiren wollten. Regelmäßig sah ich auch das Verhalten während meiner Untersuchungen des visuellen Lernvermögens bei einem Schabrackentapir-Männchen. Ich konnte das Spritzen immer dann beobachten, wenn das Tier während der Andressur die Zeichenpaare noch nicht gelernt hatte und dann vom Versuchsleiter gestraft wurde; die Wahlunlust wurde auch durch starkes Spritzen demonstriert. Aber auch wenn das Versuchstier eine Reihe positiver Wahlen absolviert hat, spritzte es regelmäßig, wenn es sich von der Wahlapparatur abwendete.

Während des Paarungsvorspieles wird von beiden Partnern sehr stark Harn verspritzt, die Intensität des Spritzens hängt dabei vom Grad der Erregung ab.

Die Schabrackentapire in Basel spritzten sehr viel in ihrem relativ kleinen Gehege; bei den Nürnberger Tieren war es dagegen nicht so häufig. Die Erklärung sehe ich darin, daß sich die Baseler Tiere in ihrem kleinen Gehege beengt und durch die Besucher beunruhigt fühlten. Den Tapiren in Nürnberg steht dagegen ein großes Gehege zur Verfügung, das den Tieren viel mehr Bewegungsfreiheit bietet.

Alle diese Beobachtungen weisen darauf hin, daß dieses Harnverspritzen ein Ausdruck der Erregung ist. In vielen Fällen kann man es auch als Übersprungshandlung in einer Konfliktssituation betrachten. Als Beispiel soll folgendes Verhalten dienen: Während der Lernversuche konnte ich das Männchen beobachten, wie es bei Wahlunlust und nach einer Serie falscher Wahlen sich an der Stallwand scheuerte — und zwar Schulter und Nackenpartie — und anschließend Harn verspritzte. Das Scheuern erfolgte an beliebiger Stelle, hin und wieder auch an einem Markierungsort. Eine Markierung liegt in diesem Fall nicht vor, als Erklärung bleibt die Konfliktsituation; das Tier möchte sich der Wahl entziehen, kann es aber nicht, da der Versuchsleiter es immer wieder an die Wahlapparatur heranführt. Krott (1963) erklärt das vermeintliche Markieren der Braunbären, wie es Hediger (1961) beschrieben hat, ebenfalls als Ausdruck einer Konfliktsituation unter Gefangenschaftsbedingungen.

Flehmen

An Harnstellen und Markierungsplätzen kann man männliche und weibliche Tapire in verschiedener Intensität flehmen sehen.

K. M. Schneider (1930/34) hat sich ausführlich mit diesem Verhalten vieler Säuger beschäftigt und das Flehmen als Ausdruck des Ekels gedeutet, der aber dann in geschlechtlichem Zusammenhang eine Lustbetonung erfährt. Außerdem soll das Flehmen das Männchen daran hindern, bei der erstmaligen Begegnung sich dem Weibchen feindlich zu nähern. Das Flehmen bremst einen Angriff und soll das Männchen mit der andersartigen Situation vertraut machen.

Nach meinen Beobachtungen kann ich mich dieser Meinung Schneiders ebensowenig anschließen, wie es Walther (1960) getan hat.

Männchen und Weibchen flehmen nur am Boden und an den Wänden, wenn diese mit Harn imprägniert sind. Sehr häufig lecken die Tiere bereits am fließenden Harn, den ein anderes Tier gerade absetzt und zeigen dann die Gebärde. Nach naso-genitaler Kontrolle wird ebenfalls sehr oft geflehmt. Leckt ein Tapir am Genitale eines anderen Gehegegenossen, so wird gleichfalls geflehmt. Die Männchen flehmen wesentlich häufiger als die Weibchen, eine Beobachtung, die auch Pilters (1954) bei den Tylopoden gemacht hat. Dagg (1958) sah bei Giraffen in freier Wildbahn nur die Bullen flehmen.

Die einzelnen Phasen der Gebärde lassen sich folgendermaßen beschreiben: das Tier kommt an eine Stelle, wo geharnt worden ist. Es nimmt eine Geruchsprobe vor, leckt mehrmals am Boden, wenn der Fleck noch feucht ist, und führt dann die Zunge wie „genießerisch" einige Male im Maul umher und um den kontrahierten Rüssel. Jetzt nimmt der Tapir den Kopf vom Boden hoch und bringt ihn in Schräglage nach oben, so daß der Unterkiefer und die Unterseite des Halses eine gerade Linie bilden. Dabei wird der Rüssel nach oben abgespreizt, die Unterlippe wird ebenfalls nach unten weggezogen: Unter- und Oberkiefer sind jetzt ganz zu sehen. Außerdem werden die Kiefer auseinandergenommen und die Zunge im Maul hin und her bewegt (Abb. 10). Oftmals konnte ich noch zusätzliche Kaubewegungen beobachten. Manchmal schaukelt und pendelt das Tier auch mit dem Kopf in der Waagerechten hin und her. Das Kauen und Schaukeln während des Flehmens beschreiben Schneider (1930) und Pilters (1954) auch für Aucheniden. Der Gesamteindruck der Gebärde erinnert den Beobachter viel mehr an eine intensive Geschmacks- oder Geruchsprobe in einem „tranceartigem Zustand" (Walther 1958) als an eine Ekel-

gebärde. Die Kaubewegungen und das Schlecken mit der Zunge vermitteln auch den Eindruck, daß der mit der Zunge aufgeleckte Harn im ganzen Maul verbreitet werden soll. Häufig ließ sich auch beobachten, daß die Tiere mehrmals nacheinander flehmten (bis zu fünf Mal!). Nach Lecken oder Riechen an einer Harnstelle mußte Flehmen aber nicht unbedingt folgen.

Abb. 10: Flehmender Schabrackentapir (aus dem Archiv des Nürnberger Tiergartens)

Sehr häufig flehmte das Männchen nach dem Treiben. Eine direkte Beziehung zur Paarung, wie sie Schneider (1936) für den Schabrackentapir angibt und wie sie beim Pferd besteht (Zeeb 1958), konnte ich beim Schabrackentapir nicht feststellen. Weder vor noch nach dem Koitus hat eines der Tiere geflehmt.

Bei Jungtieren konnte ich in den ersten Wochen noch kein Flehmen beobachten, auch wenn sie an Harnstellen schnüffelten; 43 Tage nach der Geburt sah ich einen Tapir zum ersten Mal flehmen.

Zusammenfassend kann man sagen, daß das Flehmen der mimische Ausdruck einer besonders intensiven Geschmacks- oder Geruchsprobe ist, die eine sexuelle Bereitschaft des Partners prüfen soll. Die Rolle, die u. U. das Jakobson'sche Organ als geruchempfindliches Organ dabei spielt, ist leider bis jetzt ungeklärt. Wenn man eine geruchliche Information durch das Flehmen in Betracht

zieht, kann nur das Jakobson'sche Organ in Frage kommen, da während des Flehmens weder ein- noch ausgeatmet wird (vgl. Knappe 1964).

Eine dem Flehmen ähnliche Gestik konnte ich bei den Tapiren öfters beobachten. Die Tiere nahmen den Kopf schräg nach oben in Flehmhaltung, die Oberlippe wird auch etwas abgespreizt, so daß der Oberkiefer sichtbar wird. Das Gebiß bleibt aber dabei geschlossen, ebensowenig konnte ich eine Kaubewegung oder das Schlecken mit der Zunge beobachten. Schneider (1936) bringt auf Seite 85 eine Photographie dieser Gestik, die er als „dem Flehmen ähnlich" beschreibt. Es ist dies in keinem Fall die Abbildung eines flehmenden Tapirs!

Die Tiere zeigten diese Gebärde immer dann, wenn sie z. B. an dem Gitter einer anderen Tierart gerüsselt hatten oder wenn am Futterplatz noch alte Futterreste umherlagen.

Regelmäßig konnte ich diese Mimik bei den Weibchen sehen, wenn sie nach der Geburt das noch feuchte Jungtier beleckten und säuberten. Niemals wiesen die Tapire das beschriebene Verhalten auf, wenn sie an eigenen oder fremden Kot oder Harn gerüsselt hatten. Einmal konnte ich in Nürnberg das Schabrackentapir-Männchen beobachten, wie es am Boden rüsselte, dann die beschriebene Mimik zeigte, erneut eine Geruchsprobe am Boden vornahm und anschließend ausgiebig flehmte.

Es kann sich möglicherweise bei dieser Gestik um eine Vorstufe des Flehmens handeln.

IV. Komfortverhalten

Unter Komfortverhalten will ich im folgenden alle Verhaltensweisen beschreiben, die im direkten Zusammenhang mit der „Körperpflege" der Tapire stehen, sich diesem Funktionskreis anschließen oder sich aus diesem ableiten lassen.

Scheuern

Scheuern stellt eine nicht übermäßig häufig auftretende Bewegungsweise dar, die von den Tapiren ausgeführt wird, um die Haut von Schuppen, Haaren und dergleichen sowie Insekten zu befreien. Das Scheuern wird durch den Juckreiz, den der Fremdkörper auf der Haut ausübt, ausgelöst. Schaut man den Tieren beim

Scheuern zu, so gewinnt man den Eindruck, daß es teilweise lustbetont ist.

Es werden vor allen Dingen die Körperstellen gescheuert, die das Tier weder mit seinen Extremitäten noch mit den Zähnen erreichen kann. Bevorzugte Scheuerstellen konnte ich nicht feststellen; die Tiere scheuern sich an allem, was ihnen Widerstand bietet, z. B. Bäume, Pfosten, Gitter und auch an anderen Tieren. Je nachdem, welche Körperteile der Tapir reinigen will, nimmt er eine bestimmte „Scheuerhaltung" ein. Wird die Flanke, Schulter oder der Hals an einem Gegenstand gerieben, so stemmt sich der Tapir ge-

Abb. 11: Scheuernder Schabrackentapir

gen das Widerlager, die Beine schräg auf den Boden gestemmt, und scheuert sich dann mit unterschiedlicher Intensität und Dauer (Abb. 11). Die Hinterhand und die Analgegend scheuern sich die Tiere so, daß sie den genannten Körperteil z. B. gegen die Mauer pressen und hin und her rutschen.

Die Amerikanischen Tapire in Hellabrunn benützen ihre Tränken — querdurchgesägte Bierfäßchen — als Scheuergegenstand, wenn sie sich den Bauch und die Innenseiten der Vorder- und Hinterbeine scheuerten. Die Unterseite des Halses scheuern sich die Tiere häufig am Kopfkamm und Hals eines Stallgenossen. Anschließend an das Scheuern schütteln sich die Tapire manchmal.

Zur Demonstration, daß das Scheuern durchaus lustbetont sein kann, möge folgendes Beispiel dienen. Wenn der Tapir mit einer Bürste bearbeitet wurde, hob und streckte er ein Hinterbein zur

Seite oder nach hinten weg. Bei andauerndem Bürsten legte sich das Tier dann nieder, wälzte sich auf die Seite und streckte alle Extremitäten ab.

Sehr häufig scheuerten sich die Tiere aber auch im Übersprung; meist wird dabei dann noch Harn verspritzt (vgl. S. 83). Als Beispiel sei folgendes angeführt. Ein weiblicher Schabrackentapir in Basel zeigte eine Gefangenschaftsstereotypie, die darin bestand, daß sich das Tier im Freigehege vor eine bestimmte Tür stellte und mit dem Kopf kreisförmige Bewegungen auf der Tür ausführte, so daß die Haut auf dem Rüssel und auf der Stirn bereits schon völlig abgescheuert war. Zeitweise hob das Tier dabei alternierend die Hinterbeine; bewegten sich die anderen Tiere im Gehege, so spritzte das Tier zusätzlich noch stark mit Harn. Auch während der Nacht konnte ich diese Stereotypie beobachten, als ich das Tier aufgestört hatte. Sie ließ aber sehr bald nach, wenn sich die anderen Tiere in die Ruhelage begaben. Diese Scheuerbewegung ist eine Übersprungbewegung, die sich aus dem Appentenzverhalten des Ruheinstinktes erklären läßt (vgl. Meyer-Holzapfel 1940 und Tinbergen 1952).

Scheuern am eigenen Körper, sei es den Körper mit dem Kopf oder den Kopf an den Extremitäten, wie es Trumler (1959 b) für die Böhm-Zebras beschreibt, läßt sich beim Tapir nicht beobachten. Durch ihren kurzen Hals ist das den Tieren nicht möglich.

Beim Spitzmaulnashorn *(Diceros bicornis)* konnte ich dagegen beobachten, daß sich das Tier den Kopf am vorgesetzten Vorderbein scheuerte.

Scheuern ist eine angeborene Verhaltensweise, die die Jungtiere bereits innerhalb der ersten halben Stunde nach der Geburt zeigen. Dabei scheuern sich die kleinen Tapire mit Vorliebe an den Beinen ihrer Mütter.

Kratzen

Eine weitere Verhaltensweise, die der Körperpflege dient, ist das Kratzen. Der Tapir verwendet dazu nur die Hinterextremitäten, gekratzt wird dabei nur mit der mittleren Zehe. Auf diese Weise behandelt er die Vorderbeine und die Brust; manchmal versucht er auch die Bauchdecke zu bekratzen. Eine andere Körperpartie, z. B. den Kopf, sah ich den Tapir nie mit der Klaue bearbeiten. Beim Spitzmaulnashorn konnte ich vereinzelt ein Kratzen mit dem

Vorderbein am Kopf beobachten. Trumler (1959 b) beschreibt Kratzen beim Böhm-Zebra; hier werden Kopf und Hals mit dem hinteren Huf bekratzt.

Da während des Bewegungsablaufes das Körpergewicht kurzzeitig auf 3 Beine verlagert werden muß, nimmt das sich kratzende Tier eine bestimmte Stellung ein. Das Hinterbein wird erhoben und soweit als möglich gestreckt nach vorn gebracht. Das zu bekratzende Bein wird etwas nach hinten und nach außen gesetzt, letzteres besonders dann, wenn die Innenseite des Vorderbeines gekratzt werden soll. Der Tapir macht dabei einen „Buckel". Sehr häufig biegt sich der Tapir in sich nach der Seite, auf der das Bein bekratzt werden soll (Abb. 12), ein Vorgang, der bei langhalsigen und beweglicheren Tieren weit verbreitet ist (Pilters 1954, Trumler 1959 b, Walther 1963, 1964).

Abb. 12: Schabrackentapir kratzt sich mit dem Hinterbein das Vorderbein

Am zweiten Tag nach der Geburt konnte ich ein Jungtier bereits schon beim Kratzen beobachten. Die Bewegungen wurden gezielt ausgeführt, waren aber nicht immer erfolgreich, da das Junge das Gewicht noch nicht richtig auf die drei Standbeine verteilen

konnte. Bei einigen Beobachtungen reichte das Jungtier auch noch nicht bis an das Vorderbein heran. Das Schema der Verhaltensweise ist also dem Tier angeboren, nur ist es noch nicht in der Lage, eine völlig koordinierte Bewegung auszuführen. Mit zunehmendem Alter wird der Ablauf immer sicherer. Wir haben es also hier mit der Reifung einer Verhaltensweise zu tun.

Das Kratzen konnte ich nur relativ selten beobachten.

Knabbern

Unter Knabbern versteht Trumler (1959 b) ein Kratzen mit den Zähnen. Man muß dabei das Knabbern am eigenen Körper vom Knabbern an anderen Artgenossen unterscheiden. Ersteres konnte ich bei den Tapiren nie beobachten, obwohl Krieg (1936) schreibt, daß sich die Flachlandtapire die eigene Schwarte mit den Zähnen kratzen.

Ein wechselseitiges Beknabbern im Sinne einer sozialen Hautpflege (Trumler 1959 b) konnte ich erwartungsgemäß bei den solitär lebenden Tapiren auch nicht beobachten.

Eine Tapirmutter in Hellabrunn beknabberte ihr Junges nach der Geburt und auch später regelmäßig. In einem anderen Fall beknabberte der weibliche Schabrackentapir im Nürnberger Zoo sein Männchen kurz. Sonst konnte ich die Tapire nicht beim Beknabbern eines anderen Tieres beobachten.

Lecken

Zum Funktionskreis der „Körperpflege" gehört ebenfalls das Lecken. Ich verstehe darunter den Vorgang, daß sich der Tapir mit der Zunge ableckt, um sich zu säubern. Es besteht auch die Möglichkeit, daß der Tapir aus diesem oder einem anderen Grund das Lecken an einem anderen Artgenossen ausführt.

Das Sich-selbst-ablecken konnte ich nur in vereinzelten Fällen beobachten. Einmal lag das Nürnberger Männchen mit ausgestreckten Vorderbeinen in Ruhelage und beleckte dabei seinen Fuß; das *indicus*-Männchen in Basel sah ich auch zweimal bei dieser Tätigkeit.

Sehr stark dagegen ist das Belecken der Jungtiere durch die Mütter ausgeprägt. Die erste Handlung der Mutter nach der Geburt ist das Ablecken des Neugeborenen. Die Mutter säubert da-

durch das Fell des Jungtieres von Blut und Fruchtwasser (s. S. 121). Das Belecken des Jungtieres hält so lange an, wie beide Tiere in engem Kontakt sind. Mit zunehmendem Alter des Jungen nimmt das Lecken ab.

Das Ablecken des Jungtieres dient aber nicht nur der Säuberung, sondern wirkt gleichzeitig wie eine Massage. Besonders in den ersten Lebenstagen löst das Lecken am Bauch und der Analgegend harnen und koten aus.

Die Intensität des Leckens war bei den einzelnen Tieren recht unterschiedlich. Bei einem primiparen Schabrackentapir stellte ich nur ein schwaches Lecken fest; ein primipares *terrestris*-Weibchen dagegen leckte sein Junges sofort sehr intensiv ab (vgl. S. 121).

Neben dem Belecken des Jungtieres durch die Mutter und auch durch ein anderes erwachsenes Tier konnte ich wiederholt beim Malayischen Tapir beobachten, daß ein adultes Tier ein anderes beleckte.

In der Regel beleckten die Weibchen dabei die Männchen. Lag der beleckte Partner in der Ruhelage, so wälzte er sich während des Leckens auf die Seite und streckte die Beine vom Körper ab; die Tiere erwecken dabei beim Beobachter durchaus den Eindruck, als ob sie das Belecken als sehr angenehm empfänden. Meistens wurden der Bauch, die Vorder- und Hinterbeinbeugen sowie die Anal- und Genitalgegend beleckt, mehrmals auch der Kopf.

Wenn sich die Tiere beleckten, befanden sie sich n i e in sexueller Erregung oder in einer Konfliktsituation; es fällt also die Erklärung des Leckens als Übersprungbewegung weg. Es dürfte sich vielmehr um den Fall handeln, daß eine Verhaltensweise der Mutter-Kind-Beziehung auf einen adulten Partner übertragen wird. Dadurch wird es möglich, die Individualdistanz gefahrlos zu überschreiten (E i b l - E i b e s f e l d t 1956).

T r e t e n u n d S t a m p f e n

Darunter verstehe ich Bewegungen, die der Tapir mit den Extremitäten gegen den Körper oder gegen den Boden ausführt. In erster Linie dient das Treten und Stoßen der Vertreibung der Insekten von bestimmten Körperstellen. Sitzen die Plagegeister an der Bauchdecke in erreichbarer Nähe der Hinterbeine, so hebt der Tapir ein Hinterbein an und führt es ruckartig gegen den

Bauch. Insekten an den Hinterbeinen werden durch kräftiges Wegstoßen des Beines nach schräg hinten abgeschüttelt; ist der Reiz weniger stark, so hebt das Tier nur das Bein leicht an und setzt es dann wieder mehr oder weniger kräftig auf den Boden auf. In derselben Art kann der Tapir auch mit den Vorderbeinen stampfen. Sehr heftiges Stampfen mit einem Vorderbein konnte ich als Übersprungbewegung bei Hellabrunner Tieren beobachten. Ein Stampfen als Droh- oder Warnverhalten, wie es Pilters (1954) bei den Tylopoden, Seitz (zit. bei Pilters 1964) beim Mähnenschaf und Zackelschaf, die Jungtiere führen, und Walther (1958) bei Antilopen beschrieben haben, konnte ich nicht feststellen. Auch Goethe (1939) berichtet von diesem Verhalten bei Mufflons, Gemsen und Rehen in freier Wildbahn. Trumler (1959 b) bespricht das für Equiden sehr charakteristische Schlagen mit den Beinen an die Bauchdecke und auf den Boden ausführlich.

Schlagen mit dem Schwanz als Fliegenabwehr sah ich mehrmals, aber nur bei Jungtieren; der Schwanz wird dabei bis in die Waagerechte bewegt und dann wieder zurückgeführt.

Scharren

Beim Scharren bewegt der Tapir die Hinterbeine alternierend nach hinten über den Boden. Das Scharren ist ein fester Bestandteil des sogenannten „Kot-Zeremoniells". Eine Koppelung des Scharrens mit dem Koten finden wir auch bei Paarhufern, z. B. bei einem Sasinbock (Schneider 1930), bei den Oribis (Hediger 1951, zit. bei Pilters 1954), bei den Vikunjas (Pilters 1954) und bei den Dibatags (Walther 1963). Zum Unterschied wird aber von allen diesen genannten Arten im Gegensatz zu den Tapiren mit den Vorderbeinen gescharrt. Hediger (1951) deutet es bei den Oribis als Territoriumsmarkierung, da diese Interdigitaldrüsen besitzen. Auch die anderen Arten haben Zwischenzehenorgane, so daß hier auch eine Markierung vorliegt.

Das Scharren gehört außerdem zum festen Bestandteil des Harnmarkierens bei den Tapirmännchen. Vereinzelt habe ich auch Weibchen bei der Miktion scharren sehen.

Sehr häufig tritt es auch als Übersprungbewegung auf, besonders während und nach dem Treiben der Geschlechtspartner.

Scharren mit den Vorderbeinen konnte ich dagegen nur einmal in folgender Situation bei den Nürnberger Tapiren beobachten: die Tiere bewegten sich auf einer Wiese, die ca. 5 cm unter Wasser stand, und suchten mit kontrahiertem Rüssel am Boden. Mehrmals scharrten sie dabei mit einem Vorderbein am Boden und brachten anschließend den Rüssel an diese Stelle. Es hatte deutlich den Anschein, als wollten die Tiere den Boden aufscharren, um etwas Nahrhaftes zu finden.

Schütteln

Es unterscheidet sich von anderen Komfortbewegungen dadurch, daß es sich nicht auf bestimmte Körperteile beschränkt oder aber bestimmte Körperteile als Hilfsmittel benötigt.

Es lassen sich zwei Schüttelbewegungen unterscheiden: das Schütteln mit dem Kopf und ein Schütteln, das den ganzen Körper einbezieht. In beiden Fällen soll es den Tierkörper von Insekten, Staub und anderen Fremdkörpern reinigen, die einen Reiz auf die Haut ausüben.

Beim Kopfschütteln nimmt der Tapir keine bestimmte Stellung ein, vielmehr wird mit dem Kopf in allen Stellungen geschüttelt, d. h. im Stehen, Sitzen und Liegen. Der Rüssel behält dabei seine normale Länge bei, während die Ohren locker gehalten werden und um den Kopf „schlackern". Schüttelt sich der Tapir aber mit dem Körper, so werden die Beine etwas auseinander gesetzt und gespreizt, damit er einen festen Halt hat. Das Schütteln nimmt seinen Ausgang am Körper und läuft dann auf den Kopf über; dabei wird der Kopf leicht nach unten genommen. In fast gleicher Weise schütteln sich u. a. die Tylopoden (Pilters 1954) und die Equiden (Trumler 1959 b).

Intensität und Häufigkeit des Schüttelns sind sehr unterschiedlich. Bei starker Insektenplage schütteln sich die Tiere sehr oft.

Verlassen die Tiere das Wasser, so schütteln sie sich fast regelmäßig; manchmal stehen die Tiere dabei noch im Wasser.

Nach dem Scheuern, Kratzen und nach dem Sich-Strecken ist Schütteln häufig, aber nicht regelmäßig.

Bei den neugeborenen Tapiren ist das Schütteln eine der ersten Bewegungen nach der Geburt; anfangs schütteln sie nur mit dem Kopf im Liegen, da die Tiere noch nicht stehen können, später dann auch im Stehen. Das Schütteln ist die Antwort auf jeg-

lichen Berührungsreiz, in erster Linie also auf das Belecken und Beknabbern durch die Mutter; Heu- und Strohhalme, die dem jungen Schabrackentapir auf den Rücken fielen, wurden auf diese Weise beseitigt.

Hautzucken als Beantwortung eines Reizes auf die Haut, wie es Pilters (1954) für die Tylopoden und Trumler (1959 b) für die Equiden als regelmäßige Erscheinung beschreiben, konnte ich nur vereinzelt beobachten. Die Jungtiere zuckten hin und wieder mit der Haut, wenn es die Insekten gar zu arg trieben. Die adulten Tiere zuckten nur, wenn man die Haut sehr massiv reizte.

Strecken

In den meisten Fällen strecken sich die Tapire, wenn sie sich erhoben haben; es kann aber durchaus unterbleiben. Mehrmals sah ich aber auch Tiere, die sich in der Ruhelage und in der Seitenlage streckten.

Nachdem sich der Tapir erhoben hat, verlagert er sein Gewicht so nach vorn, daß die Hinterbeine nach hinten durchgestreckt sind und die Vorderbeine nicht mehr senkrecht auf dem Boden stehen, sondern hinter der Senkrechten, die durch die Schulter zu denken ist; der Rücken ist dabei durchgedrückt. Anschließend wird das Körpergewicht nach hinten verlagert, ohne daß die Beine vom Boden genommen werden. Die Vorderbeine stehen jetzt vor der Senkrechten, ebenso die Hinterbeine, die dadurch weiter unter den Rumpf kommen. Der Anblick erinnert an einen sich streckenden Hund. Statt eines durchgedrückten Rückens konnte ich dabei auch öfters einen „Katzenbuckel" sehen.

Die Hinterbeine können aber auch einzeln gestreckt werden; dazu hebt der Tapir das Bein vom Boden hoch und streckt es nach hinten weg. Das Gewicht wird dabei ebenfalls nach vorn verlagert. Beim Strecken gähnen die Tiere öfters mehr oder weniger kräftig. Wenn man Tapire mit einer Bürste bearbeitet, strecken sie sich auch sehr häufig.

Am zweiten Tag nach der Geburt vermochte sich ein kleiner Tapir schon deutlich zu strecken.

Suhlen und Wälzen

Die Angaben über das Suhlen oder ähnliches Verhalten in freier Wildbahn sind recht unterschiedlich. Hubback (1939)

behauptet, daß sich der Schabrackentapir nicht suhlt; Sanborn und Watkins (1950) erwähnen ebenfalls keine Suhlstellen. Thom (1937) dagegen schreibt, daß der Malayische Tapir regelmäßig Wasser und Schlammlöcher aufsucht, um sich zu suhlen. Krieg (1936, 1948) und Kuelhorn (1955) berichten vom Flachlandtapir übereinstimmend, daß er sich regelmäßig suhle.

Suhlen ist ein sich Wälzen auf schlammigen Boden oder an dafür besonders geeigneten Stellen, die zu diesem Zweck immer wieder aufgesucht werden. Die Haut wird dabei mit einer Schlammkruste bedeckt, die einen gewissen Schutz gegen Insekten bietet.

Das Schabrackentapir-Männchen in Nürnberg suhlte an den heißen Tagen regelmäßig in einer Schlammpfütze. Andere Tapire sah ich nicht suhlen, da es an einem geeigneten Platz fehlte. Der Tapir tut sich in Ruhelage im Schlamm nieder und läßt sich dann auf eine Seite fallen. Wenn er sich auf die andere Seite legen will, wälzt er sich nie über den Rücken, sondern begibt sich wieder in die Ruhelage. Spitzmaulnashorn und Indisches Panzernashorn suhlen sich auf die gleiche Art und Weise. Trumler (1959 b) schreibt, daß sich bei den Equiden beim Suhlen und Wälzen auf trockenem Boden die Extremitäten in der Luft befinden, und sich die Tiere über den Rücken von einer Seite auf die andere werfen. Das Suhlen und Wälzen der Tapire und Nashörner ähnelt damit dem der Tylopoden (Pilters 1954).

Wälzen — sich scheuern am Boden — konnte ich nur zweimal beobachten. Beim ersten Mal machte das Nürnberger Männchen nur Intentionsbewegungen. Bei der zweiten Beobachtung wälzte sich der junge Schabrackentapir im Heulager von einer Seite über den Rücken auf die andere Seite, so daß er alle vier Beine in der Luft hatte.

Gähnen

Die Tapire gähnen recht häufig. An eine bestimmte Körperhaltung sind sie dabei nicht gebunden; Gähnen erfolgt im Liegen, Sitzen, Stehen und Laufen. Bei normaler Rüssellänge sperrt der Tapir das Maul auf, streckt die Zunge heraus; gleichzeitig wird der Rüssel nach oben weggespreizt, so daß der Oberkiefer sichtbar wird. Anschließend wird die Zunge wieder hereingenommen. Beim Schließen des Maules kommt der Rüssel in die Normallage zurück.

Oftmals gähnten die Tapire, wenn sie sich nach dem Erheben dehnten und streckten; Tembrock (1961) bezeichnet diesen Vorgang als „Räkelsyndrom".

V. Sozialverhalten

Nach übereinstimmenden Berichten der Autoren, die über das Verhalten in freier Wildbahn geschrieben haben, leben die Tapire sowohl der Alten wie auch der Neuen Welt solitär. Nur zu Zeiten der weiblichen Brunft trifft man Männchen und Weibchen gemeinsam an.

Das Jungtier bleibt in der Regel bis zur Geburt des nächsten Jungen bei der Mutter. Hin und wieder hat man auch ein Muttertier mit dem letztjährigen und dem neugeborenen Jungen gesehen.

In den Zoologischen Gärten werden die Tapire meist paarweise oder sogar in größerer Anzahl in einem Gehege gehalten.

Eine Rangordnung besteht bei den Tapiren nicht. Entstand an einem Futtertrog oder an der Tränke ein Gedränge, so schoben sich die Tiere gegenseitig weg; kein Tier nahm eine besondere Stellung ein.

Wenn die Tapire lagerten, so waren sie zum Teil dicht beieinander und lehnten sich oftmals an einen Artgenossen; teilweise suchten sie aber auch Ruheplätze auf, die weit voneinander entfernt waren. Dabei bevorzugten sie manchmal über längere Zeiten einen bestimmten Platz. Die Tapire zeigten ein neutrales Verhalten zueinander; ähnliches schreibt Krott (1963) über das Verhalten des Braunbären zu seinen Artgenossen.

Entsprechend der solitären Lebensweise ist das soziale Verhalten nur gering ausgebildet und beschränkt sich in erster Linie auf die Mutter-Kind-Beziehung.

Imponiergehabe und Demutsstellung fehlen den Tapiren. Eine Drohgeste, die eine kämpferische Auseinandersetzung einleitet, konnte ich beobachten. Sie wird nicht nur Artgenossen, sondern auch dem Beobachter gezeigt. Der Schabrackentapir streckt Kopf und Hals etwas nach vorn und dreht den Kopf leicht seitlich, so daß der Unterkiefer dem Bedrohten zugewendet wird. Dabei werden die Ohren an den Kopf nach hinten angelegt oder stehen zumindestens nicht mehr aufrecht. Die Mundwinkel werden geöffnet, so daß die Eckzähne sichtbar werden. Mit zunehmender Intensität werden die Lippen immer mehr geschürzt, bis beide Zahnreihen zu sehen sind. Gleichzeitig damit öffnet sich das Maul allmählich;

jetzt beißt das Tier unter Ausstoßen des Wutlautes „w-ruff“ zu (s. S. 101).

Abb. 13 a—c: Drohgeste eines Flachlandtapirs

Der Flachlandtapir drohte ähnlich (Abb. 13 a—c); es fehlte lediglich das Vorstrecken und „Verkanten" des Kopfes.

Die Drohgeste ließ sich leider nicht sehr häufig beobachten, da ernsthafte Auseinandersetzungen höchst selten waren.

Die Drohgeste der Tapire ähnelt dem Drohgesicht der Equiden, das Trumler (1959 a) beschrieben hat. Während aber bei den Pferden in der Regel nur noch die Hengste gut ausgebildete Eckzähne haben, finden sie sich bei den Tapiren in beiden Geschlechtern im Unter- und Oberkiefer. Dabei ist zu beachten, daß der funktionelle Eckzahn im Oberkiefer der distale Incisivus ist, während der Caninus wesentlich kleiner ausgebildet ist; im Unterkiefer sind die großen Eckzähne tatsächlich die Canini.

Abb. 14: Ohrstellung eines aufmerksamen Flachlandtapirs; zu sehen sind die weißen Ohrränder

Ein anderes Ausdrucksmittel sind die Ohren. Die weißen Ohrspitzen am sonst schwarzen oder braunen Kopf besitzen höchstwahrscheinlich einen optischen Signalwert. Blickt man von vorn auf einen Tapir, der die Ohren aufgerichtet hat, so zeichnen sich die weißen Ohrränder und die weißen Ohransatzstellen sehr deutlich auf dem dunklen Hintergrund ab (Abb. 14).

Begegnen sich zwei Tapire im Gehege, so berüsseln sie sich gegenseitig am Kopf; die Ohren sind dabei aufgerichtet. Sehr häu-

fig läßt sich aber auch beobachten, daß das passive Tier, d. h. das Tier, das berüsselt wird, die Ohren nach hinten nimmt. Bei nasogenitaler Kontrolle werden die Ohren vom rüsselnden Tier häufig auch angelegt; ebenso macht es das Jungtier, wenn es die Mutter zum Säugen animiert, indem es mit dem Rüssel in die Weiche der Mutter stößt.

Die Jungtiere beider Arten verhalten sich mit ihrem Ohrenspiel genauso. Folgende Abweichung ließ sich aber feststellen. Berüsselte die Mutter das Junge am Kopf, so legte es die Ohren an, dagegen nicht, wenn es am Körper berüsselt oder beleckt wurde. Denselben Effekt konnte ich erzielen, wenn ich das Jungtier am Kopf oder aber am Rumpf streichelte. Das Ohrenanlegen hat in diesem Fall keinen optischen Wert, sondern wird durch das vom Jungtier unangenehm empfundene Streicheln oder Lecken am Kopf ausgelöst.

Die relative Ausdrucksarmut hinsichtlich der optischen Signale im Vergleich mit den sozial lebenden Equiden überrascht nicht sonderlich. Als solitäre Tiere treffen die Tapire nur selten aufeinander.

Lautäußerungen

Der Kommunikation untereinander und als Ausdruck gewisser Stimmungslagen stehen den Tapiren verschiedene Lautäußerungen zur Verfügung.

Die Wiedergabe der Töne in phonetischer Umschreibung ist sehr schwierig und auch nicht immer völlig exakt möglich.

Prinzipiell konnte ich drei Lautäußerungsgruppen unterscheiden; von Individuum zu Individuum und je nach der besonderen Stimmungslage variieren die Töne.

P f e i f e n ist die erste Lautäußerung. Der Rüssel ist dabei kontrahiert und das Maul leicht geöffnet. Die Grundform läßt sich mit „i - eh“ umschreiben; der Ton steigt zunächst etwas an, um dann gegen Ende wieder abzufallen. Der abfallende melodische Tonanteil kann wegfallen, wir hören dann ein durchdringendes metallisch-hartes und schrilles Pfeifen („i - e“). Eine andere Variationsmöglichkeit ist die, daß der melodische Anteil in ein allmählich ausklingendes Auf und Ab dieses letzten Anteils übergeht („i - eh ~“), wobei die Lautintensität verschieden stark sein kann.

Der Ton „i - eh“ kann aber auch leise und gezogen vorgebracht werden. Alle diese Pfeifvariationen lassen sich mit fließenden Übergängen verschiedenen Stimmungen zuordnen.

Das Pfeifen in der Grundlage dient der Stimmfühlung der adulten Tiere untereinander. Äußert ein Tier diesen Ton, dann antwortet in der Regel ein anderes Tier durch Pfeifen oder durch einen anderen Laut, der weiter unten beschrieben wird. In gesteigerter Erregung wird das schrille „i - e“ ausgestoßen; in den meisten Fällen habe ich es bemerkt, wenn sich die Tiere trieben, dabei wurde es aber fast ausschließlich vom Weibchen geäußert; ebenfalls konnte ich bei der Kopula den Ton hören.

Ein sehr nervöses *terrestris*-Weibchen in Hellabrunn pfiff vor allen Dingen mit dem auf- und abschwingendem Endton. Er war Ausdruck einer starken Erregung; besonders vor der Geburt war das Pfeifen sehr heftig.

Die zweite Lautäußerung unterscheidet sich recht wesentlich von der zuerst beschriebenen. Phonetisch läßt sie sich als tonloses „e'he - e'he“ umschreiben („H u s t e n“); die Lautstärke reicht von einem fast nicht hörbaren Laut bis zum tief aus der Brust kommenden „ho - ho - ho“. „e'he - e'he“ erfolgt oftmals als Antwort auf das Pfeifen eines anderen Tieres. Oftmals halten die Tiere auch allein durch diese Lautäußerung den Kontakt untereinander.

Besonders häufig bei den adulten Männchen konnte ich den Laut hören; sie nähern sich in der Regel mit diesem Ton den Weibchen, um sie zu berüsseln. Wenn sich die Tiere treiben, äußert das Männchen fast ausschließlich das „e'he - e'he“, das mit zunehmender Erregung in das keuchende „ho - ho - ho“ übergeht.

Regelmäßig hörte ich den Ton bei den Weibchen kurz vor und auch während der Geburt; er vermischte sich dabei mit dem Keuchen, das durch die Anstrengungen der Wehen hervorgerufen wurde.

Der stimmliche Kontakt zwischen Mutter und Kind wird durch die beiden beschriebenen Lautäußerungen aufrecht erhalten. Nach erfolgter Geburt wendet sich das Muttertier sofort unter „e'he - e'he“ dem Jungen zu. Auch während der späteren Mutter-Kind-Beziehungen nähert sich das adulte Tier immer unter Äußerung dieses Tones. Der vom Jungtier hauptsächlich ausgestoßene Ton ist zumeist ebenfalls ein sehr dünnes und zartes „e'he - e'he“. Äußert eines der beiden Tiere den Ton, so geht das andere meist unter

Lautgebung auf den Partner zu. Wir haben es hier also eindeutig mit einem Stimmfühlungslaut zu tun. Eine andere Lautäußerung ist ein leises und dünnes „i - eh", die beim Jungtier ähnlich wie das Fiepen eines Rehkitzes klingt. Der junge Tapir fiept fast immer, wenn sich die Mutter zu weit wegbegibt oder nicht mehr sichtbar ist. Unter „beruhigendem" „e'he - e'he" eilt das Muttertier sofort zu ihrem Jungen, um es zu berüsseln. In großer Erregung wird aus dem Fiepen ein ziemlich durchdringendes und lautes Pfeifen; entsprechend schnell und erregt kommt die Mutter heran! Das Fiepen in seinen zwei Variationen ist also ein Laut der Verlassenheit und Angst.

Zusammenfassend kann man über die Lautäußerungen der adulten Tapire folgendes sagen. „e'he - e'he" ist der schwächere Stimmfühlungslaut; beim Männchen ist er zusätzlich Ausdruck der sexuellen Erregung und hat wohl auch einen gewissen werbenden Charakter. Wir haben es hier wieder mit dem Phänomen einer Übertragung kindlichen Verhaltens auf das Paarungsverhalten der adulten Tiere zu tun (Eibl-Eibesfeldt 1956). Das Pfeifen ist ebenfalls ein Stimmfühlungslaut der Tiere: es kommt ihm aber ein gefahrgetönter Aspekt zu. Die Tiere pfeifen immer, wenn sie sich stärker beunruhigt fühlen. Außerdem ist es Ausdruck starker sexueller Erregung beim Weibchen, es pfeift besonders heftig beim Treiben.

Die letzte Lautäußerung ist der Wut- oder Angriffslaut „w - ruff", er ähnelt dem „Blasen" der Wildschweine. Ich hörte es vom Weibchen und Männchen in gleicher Situation. Ein Unterschied der Laute bei *T. indicus* und *T. terrestris* ließ sich nicht feststellen.

Auch Schneider (1936) unterscheidet pfeifen und „husten", nur benennt er diese Töne anders. Ein „Grunzen" des geschlechtlich erregten Männchens und den krähenden Laut, den das Weibchen nach der Paarung äußert, vernahm ich nicht.

VI. Paarungsverhalten

Die Beschreibung des Paarungsverhaltens beruht auf der Beobachtung eines vollständigen Deckaktes bei *T. indicus* in Nürnberg. Außerdem konnte ich Teilkomponenten des Verhaltens vor dem ersten Deckakt und auch danach noch häufig sehen. Bei *T. terrestris* habe ich keine Kopula gesehen, auch Ausschnitte aus dem Verhalten der Paarung konnte ich nur selten beobachten.

Dem Deckakt geht ein mehr oder weniger heftiges Treiben des Weibchens durch das Männchen voraus. Dieses Treiben konnte ich schon beobachten, als die Schabrackentapire in Nürnberg das erste Mal in ein gemeinsames Gehege gelassen wurden. Zunächst hatte es aber wohl nur spielerischen Charakter. Den ersten erfolgreichen Deckakt konnte ich erst 10 Monate danach beobachten. Die Gründe dürften verschiedener Natur gewesen sein. Beim erstmaligen Zusammensperren der Tiere war das Männchen schätzungsweise 5 Jahre und das Weibchen $3^1/_2$ Jahre alt; nach Bourdelle (1955) soll die Geschlechtsreife zwischen dem 4. und 5. Jahr eintreten. Das Weibchen war also wahrscheinlich noch nicht geschlechtsreif. Hinzu kommt, daß die Tiere sich erst einmal aneinander gewöhnen mußten; außerdem war das Männchen beim Laufen leicht durch eine Fußverletzung behindert und ansonsten auch sehr träge. Nachweisbar hatte das männliche Tier noch nicht gedeckt. Beim erstmaligen Zusammentreffen der beiden Tiere in einem Gehege am 14. Mai 1962 konnte ich fast schon alle Verhaltensweisen feststellen, die ich auch später bei der Verpaarung sehen konnte.

Für das erste Zusammentreffen der Tiere ergibt sich folgendes Bild. Die Tiere nähern sich und berüsseln sich unter „e'he - e'he" am Kopf (Abb. 15). Das Weibchen springt ab, das Männchen folgt; es kommt zum Treiben. Vom Männchen höre ich Pfeiflaute und das keuchende „ho - ho - ho", das Weibchen äußert schrilles Pfeifen. Beide

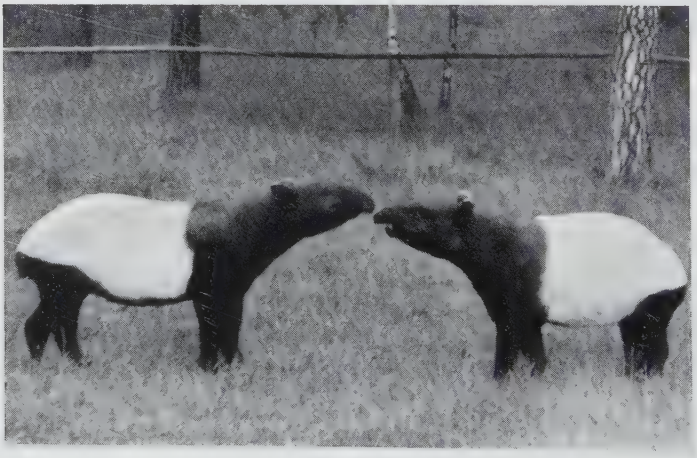


Abb. 15: Sich begegnende Schabrackentapire

Tiere verspritzen Harn in großen Mengen; mehrmals wechseln sich die Tiere an der Spitze ab, d. h. das Weibchen galoppiert auch hinter dem Männchen her. Für kurze Zeit wird das Treiben mehrmals unterbrochen; die Tiere stehen parallel nebeneinander mit dem Kopf jeweils zum Analpol des Partners gewandt. Beide Tiere rüsseln einander am Genitale. Das Männchen versucht dabei den Kopf unter den Bauch des weiblichen Tieres zu schieben oder nur nach den Hinterbeinen zu beißen. Öfter rempeln sie sich auch mit den Schultern. Das Weibchen versucht ebenfalls nach den Beinen des Partners zu beißen. Gleichzeitig will sich aber jedes Tier dem Beißen entziehen und dreht die Hinterhand weg, der Partner folgt mit dem Kopf; es kommt so zum „Karussell". Läßt die Heftigkeit der Angriffe während dieses Drehens nicht nach, so setzen sich die Tiere auf den Boden und verhindern auf diese Weise, daß sie gebissen werden. Meist entwickelt sich aus einem „Karussell" eine neue Jagd. Schon beim ersten Zusammentreffen versucht das Männchen mehrmals ohne erigierten Penis aufzureiten.

Backhaus (1960) beschreibt den Kampf zweier Böhm-Zebrahengste. Die einzelnen Bewegungsphasen gleichen fast vollständig dem Verhalten des Tapirpaares, das ich beobachtet habe. Bei den Zebras kommt zusätzlich nur noch Anspringen und Schlagen mit den Hinterbeinen dazu.

An den folgenden Tagen änderte sich nicht viel am Verhalten der Tiere untereinander; zwei Komponenten kamen hinzu, die ich auch später sehr häufig beobachten konnte. Als Einleitung springt das Männchen unter Kopfhochreißen und -schwenken und Heben der Vorderbeine vor dem Weibchen umher; das Männchen „tanzt". Eine andere neue Teilkomponente war folgendes Verhalten. Während der Ruhepausen des Treibens versucht das Männchen immer seinen Kopf auf die Kruppe des Weibchens zu legen. Läuft das Weibchen einige Meter, so folgt das männliche Tier einige Schritte mit aufgelegtem Kopf (Abb. 16). Neben dem Beißen nach den Hinterbeinen versucht das Männchen jetzt mehrmals auch nach den Vorderbeinen zu beißen. Mehrmals reitet das Männchen auch wieder ohne erigierten Penis auf, aber von der Seite. Das Weibchen entzieht sich der Situation durch Weglaufen.

Je länger die Tiere aneinander gewöhnt sind, desto weniger intensiv wird das Treiben; es bleibt allmählich auf einige wenige Jagden beschränkt, die zustande kommen, wenn die Tiere am Morgen aus ihren getrennten Ställen zusammen gelassen werden. Es

macht sich aber immer mehr die Tendenz bemerkbar, daß das Weibchen die aktive Rolle übernimmt. In steigendem Maße animiert es das Männchen zu einer Jagd. Es geschieht dies auf sehr unterschiedliche Art und Weise. Einmal nähert sich das Weibchen von hinten oder von der Seite dem Männchen und beißt es in das Hinter- oder Vorderbein, in die Schulter oder auch in die Flanke. Oftmals ist es

Abb. 16: Das Männchen legt den Kopf auf die Kruppe des Weibchens

gar kein Beißen mehr, sondern nur eine Beißintention. Danach springt das Tier unter Pfeifen davon, das Männchen folgt meistens unter keuchendem „e'he"; dabei wird von beiden Tieren reichlich Harn verspritzt. Die Intensität dieser Treiben ist recht unterschiedlich; oftmals dauern sie nur kurze Zeit und erfolgen in gemäßigtem Tempo. Bei großer Heftigkeit kann eine Jagd bis zu 5 Min. dauern, die Tiere galoppieren dabei fast die ganze Zeit.

Eine andere Animiermöglichkeit besteht darin, daß das Weibchen ganz dicht am Männchen vorbeiläuft und es dabei mit der Schulter anrempelt; auch unter dem Hals des Männchens sah ich das Weibchen schon durchlaufen, um damit den Partner zu „provozieren". Oftmals geht dieser Art Aufforderung zum Treiben ein Berüsseln der Hinterhand oder des Analpols voraus. Es kann sich aber auch eine Jagd dadurch entwickeln, daß sich die Tiere gegenüber stehen und am Kopf berüsseln; sie bewegen sich weiter unter

andauerndem Berüsseln aneinander vorbei, bis jedes Tier mit dem Kopf an der Hinterhand des Partners steht. Es entsteht in den meisten Fällen daraus ein „Karussell" mit der anschließenden Jagd.

Vom Männchen selbst geht nur selten die Initiative aus, meist kommt es nur zum Treiben, wenn es das Weibchen am Genitale beschnüffelt hat. Das Treiben wird meist durch kurzes Anhalten unterbrochen. Das Männchen rüsselt dann häufig am Genitale, der Hinterhand und der Flanke seines Weibchens.

Bei den Tieren in Basel konnte ich nur ganz selten ein angedeutetes Treiben beobachten: die Tiere waren noch sehr jung. Lediglich das Beißen des Männchens nach den Vorder- und Hinterbeinen der Weibchen konnte ich vereinzelt feststellen. In allen Fällen ging die Initiative aber vom Männchen aus. Sehr häufig nahm das Baseler Männchen die naso-genitale Kontrolle an den weiblichen Tieren vor. Beim Männchen in Nürnberg war dieses Verhalten wesentlich weniger zu beobachten, wenn es auch hier meist der Auftakt zu einer Jagd war (Abb. 17).

Bei der erfolgreichen Paarung konnte ich noch eine neue Verhaltensweise, die zum Paarungsverhalten gehört, beobachten. Es handelt sich dabei um das Rückwärtsrichten des paarungswilligen Weibchens. Wenn das Männchen aufgeritten ist, tritt das Weibchen

Abb. 17: Das Weibchen nähert sich zu naso-genitaler Kontrolle dem Männchen; Beginn eines Treibens. (Aus dem Archiv des Nürnberger Tiergartens.)

mehrere Schritte nach hinten und schiebt sich somit noch weiter unter den Körper des Männchens. Vorher habe ich diese Bewegung bei dem Weibchen nicht sehen können. In der Zeit nach dem Treiben habe ich es dagegen noch mehrmals beobachtet, aber nur bei sehr heftigen Jagden. Öfters ritt dann das Weibchen auf dem Männchen auf. Manchmal trat das Männchen dabei in der Art wie das Weibchen nach hinten zurück.

Die Jagd, die dem erfolgreichen Deckakt vorausging, war nicht besonders heftig und schnell; es dürfte sich dabei um die Auswirkung der engen Stallverhältnisse handeln. Auszugsweise folgt das Protokoll vom 1. 3. 1963:

8.30 Uhr: beide Tiere werden zusammengelassen; kümmern sich nicht viel umeinander, fressen zusammen aus einem Trog.

8.50 Uhr: ♂ beginnt sich für ♀ zu interessieren, rüsselt unter starkem „e'he — e'he" an der Flanke des ♀, ♀ stimuliert ♂, indem es gesenkten Kopf unter Bauch des ♂ schiebt und hin und her streicht, äußert dabei schrilles Pfeifen und spritzt sehr stark; ♂ nähert sich ♀ von hinten, ♀ läuft unter „i — e" weg, kurzes Treiben; stehen anschließend entgegengesetzt nebeneinander, versuchen sich in die Beine zu beißen, „Karussell", ♀ pfeift und ♂ keuchendes „ho — ho — ho".

8.55 Uhr: ♂ reitet erstmalig auf, hat nicht erigiert, von der Seite, rutscht ab, ♀ zieht einige Schritte weiter, ♂ scharrt zweimal sehr heftig im Übersprung. Kurz darauf nähert sich ♂ wieder ♀, leckt an der Vulva, zieht weiter, kommt wieder von hinten an ♀ heran, rüsselt aus dieser Stellung in der Armbeuge von ♀, es kommt wieder zum Treiben, beide Tiere übliche Töne.

9.05 Uhr: ♀ reitet auf ♂ auf, das einige Schritte nach hinten schiebt, ♀ gleitet wieder zu Boden; ♂ berüsselt ♀ an der Flanke, das dabei schrill pfeift und einige Schritte weitergeht, ♂ legt Kopf auf die Kruppe von ♀, reitet von der Seite auf, ohne auszuschachten, ♀ schiebt unter „i — e" nach hinten, ♂ rutscht ab; reitet abermals von der Seite auf ♀ auf, schiebt sich dann aber so, daß es genau hinter ♀ zu stehen kommt. ♂ schachtet aus, Penis hängt zunächst schlaff herab, ♂ versetzt Penis in Pendelbewegungen, deren Amplitude immer größer wird, zunächst berührt die Glans nur den Oberschenkel, die Schwingungen halten so lange an, bis der Penis in die Vulva gelangt, ♂ beginnt sofort mit Friktionen, Penis wird vollständig eingeführt.

9.12 Uhr: ♀ steht völlig ruhig, hat den Kopf nach unten genommen, Ohren nach vorn gestellt, aufrecht, federnd auf allen vier Beinen, äußert schrilles Pfeifen; Deckakt ca. 40—50 Sekunden, ♂ gleitet herab.

9.14 Uhr: ♀ reitet wieder auf ♂ auf, das einige Schritte nach hinten tritt, ♀ gleitet herab, tut einige Schritte. ♂ folgt unter keuchendem „e'he — e'he"; ♂ legt Kopf wieder auf Kruppe von ♀.

9.21 Uhr: kommt es zu erneutem Deckakt, intensiver als beim ersten Mal, ♂ richtet sich steiler auf, starke Friktionen, ♀ äußert beim Deckakt ganz tiefes „i — e".

9.30 Uhr: dritter Deckakt, beim Herausziehen des Penis fließt etwas Ejakulat heraus.

9.39 Uhr: letzter und maximaler Koitus. Nach beendetem Deckakt fließt eine große Menge Ejakulat aus der Vulva. ♀ dreht sich plötzlich um und beißt unter heftigem „w — ruff" ♂ in die Schulter, ♂ beißt in Vorderbein zurück; dann stehen beide Tiere wieder ruhig auf der Stelle.

9.45 Uhr: beide Tiere tun sich in Ruhelage nieder.

Schneider (1936) hat bei der Paarung eines Schabrackentapirs im Leipziger Zoo einzelne Phasen beobachtet und mitgeteilt; Kotfressen in sexueller Erregung konnte ich aber genausowenig wie Schloeth (1956) beim Flachlandtapir sehen.

Auch wie Schneider (1936) konnte ich beobachten, daß das Weibchen nach vollzogenem Deckakt das Männchen in die Schulter biß; Schneider beschreibt es als „... wie zärtlich beißend ...". Den Eindruck konnte ich aber nicht gewinnen; das Beißen war von dem üblichen Wutlaut begleitet, außerdem biß das Männchen sofort zurück. Ich möchte vielmehr annehmen, daß das Weibchen nach beendetem Deckakt den Partner als „Feind" abbeißt, der die Individualdistanz durchbrochen hat.

In den Wochen nach dieser Paarung konnte ich noch mehrmals sehr heftige Paarungsvorspiele beobachten; zu einem erneuten Deckakt kam es aber nicht mehr. Das Männchen besprang dabei wiederholt das weibliche Tier ohne zu erigieren; das Weibchen zeigte aber das typische Rückwärtsrichten. Die Treiben wurden auch in diesen Fällen, mit einer Ausnahme, vom Weibchen „provoziert". Die Erklärung dieses Verhaltens ist sicherlich in einer erneuten Brunft zu suchen, die ja auch bei Nashörnern auftritt, selbst wenn diese schon trächtig sind.

Ambivalentes Verhalten konnte ich wiederholt bei Männchen und Weibchen beobachten.

Ähnliches Verhalten, das auf Ambivalenz hinweist, beschreiben u. a. auch Schneider (1936) ebenfalls beim Schabrackentapir, Pilters (1954) bei den Tylopoden, Antonius (1955) und Trumler (1958) bei den Equiden, Walther (1958 u. 1960) bei Antilopen bzw. beim Okapi, sowie v. Lehmann (1963) bei Hausrindern.

Bei der Paarbildung der Vögel nach dem Labyrinthfisch-Typ (Lorenz 1935) hat jeder Vogel die vollständige „Instinktgarnitur" für männliches und weibliches Verhalten. Kommen zwei Vögel dieser Art zusammen, so zeigt das unterlegene Tier immer das weibliche Verhalten (z. B. beim Kolkraben). Bei der Lachtaube duckt sich das Männchen nach der Kopula nieder und wird dann

vom Weibchen getreten. Lorenz (1935) schreibt dazu: „Eine Eigenschaft, die vielleicht allen Wirbeltieren latent zukommt, ... Bei ihnen hat jedes Individuum nicht nur die vollständige Ausstattung der arteigenen, geschlechtsgebundenen Triebhandlungen seines eigenen Geschlechtes, sondern dazu noch, normalerweise allerdings latent, die geschlechtlichen Triebhandlungen des anderen Geschlechtes."

Unter ungewöhnlichen Verhältnissen, wie es z. B. die Haltung des Tieres in Gefangenschaft ist, kommt der andere, latente Geschlechtsanteil unter bestimmten Verhältnissen zum Durchbruch. Eine solche Situation ist z. B. gegeben, wenn das männliche Tier noch nicht geschlechtsreif oder in seiner Aktivität gehemmt ist. In freier Wildbahn wird das Verhalten wahrscheinlich nicht auftreten, da andere Männchen in der Nähe sein werden (vgl. Trumler 1958). Nach dem erfolgten Deckakt konnte ich noch wiederholt Ambivalenz beim Weibchen und Männchen feststellen.

Vergleicht man das Paarungsverhalten der Tapire mit dem des Indischen Panzernashorns, wie es Lang (1961) beschrieben hat, und den bekannten Verhaltensweisen bei den verschiedenen Equidengruppen (Antonius 1937, 1951, 1955, Trumler 1958, Zeeb 1958, 1963), so kann man viele Übereinstimmungen feststellen.

Wie beim Tapir erfolgt bei *Rhinoceros unicornis* vor der Paarung ein mehr oder weniger heftiges Treiben, wobei sich Männchen und Weibchen an der Spitze abwechseln können; gleichzeitig wird von beiden Tieren in großen Mengen Harn verspritzt. Die Kopf-zu-After-Stellung findet sich ebenfalls bei den beiden Tierarten; sie ist aber nicht auf Nashorn und Tapir beschränkt, Walther (1958, 1960) beschreibt sie auch für verschiedene Antilopenarten und für das Okapi. Walther (1960) leitet die „Kopf-zu-After-Stellung" vom Kampfverhalten ab, das in der Paarung ritualisiert worden ist. Dasselbe trifft für die Tapire und das Panzernashorn zu. Auch bei den Nashörnern bleibt es nicht bei einem bloßen Treiben, sondern sie verletzen sich ebenfalls durch Beißen. Das Scheuern und Stoßen des Tapirweibchens mit dem Kopf in der Flanke des Männchens findet ebenfalls ein Äquivalent bei den Nashörnern. Hier stößt das Weibchen sein Horn dem Männchen in die Seite. Das Kopf-auf-die-Kruppe-Legen in der letzten Phase vor dem Aufreiten ist auch beim Panzernashorn zu beobachten. Aber auch Walther (1958, 1964) schreibt, daß bei den Tragelaphinen vor

dem Aufreiten der Bulle Kopf und Hals auf den Rücken des Weibchens legt, eher erfolgt kein Aufreiten. Das Zurückrichten des Weibchens während der Paarung findet sich sowohl beim Nashorn als auch beim Tapir.

Zusammenfassend läßt sich sagen, daß sich das Paarungsverhalten der solitär lebenden Unpaarhufer weitgehend ähnelt.

Vergleicht man nun das Paarungsverhalten der Equiden mit dem des Tapirs, so lassen sich auch viele Gemeinsamkeiten feststellen; durch die soziale Lebensweise sind allerdings auch etliche Teilkomponenten reduziert worden oder neu hinzugekommen.

So findet ein ausgeprägtes Treiben der Stuten durch die Hengste bei den Eseln, Halbeseln, Grevy- und Böhm-Zebras statt (letzteres mdl. Mitteilung W a l t h e r), die Stuten werden dabei zum Teil recht kräftig gebissen. Die Hengste stoßen nur zur Rosse zum Rudel oder leben nur in loser Verbindung mit dem Rudel, wie das beim Grevy-Zebra der Fall ist. Die Steppenzebras leben dagegen in einem großen aber sehr losen Herdenverband, in dem die Anzahl der geschlechtsreifen Stuten und Hengste nahezu gleich ist (A n t o n i u s 1937, 1951). Bei den Bergzebras und den echten Pferden findet sich nur ein angedeutetes Treiben der Stuten.

Das Treiben vor der Paarung ist also fast allen Unpaarhufern gemeinsam. Die echten Pferde mit der ausgeprägtesten Herdenbildung zeigen kein Treiben. Am stärksten entwickelt ist es bei den Equidengruppen, die noch ein relativ primitives Herdenleben haben.

Wie bei Tapir und Nashorn findet sich auch bei den Equiden das Auflegen des Kopfes durch den Hengst auf die Kruppe der Stute kurz vor dem Aufreiten. Auch während des Deckaktes schiebt die Stute nach rückwärts (T r u m l e r 1958).

N i c h t dagegen konnte ich das Rossigkeitsgesicht beim Tapir beobachten, das A n t o n i u s (1937), T r u m l e r (1958, 1959a) und Z e e b (1959b) für alle Equiden, außer den echten Pferden, beschrieben haben. Auch aus der Beschreibung des Deckaktes bei *Rhinoceros unicornis* durch L a n g (1961) und bei *Diceros bicornis* durch S c h l o e t h (1956) konnte ich nichts entnehmen, was auf ein Rossigkeitsgesicht oder ähnliches hindeutet.

T r u m l e r (1958, 1959a) leitet nun aber das Rossigkeitsgesicht, das im Bild identisch mit dem Drohgesicht ist, vom Drohverhalten der solitär lebenden Pferdevorfahren ab. Vor der Paarung fand ein Kampf statt, der zur Niederlage des Weibchens führen mußte, damit es zum erfolgreichen Deckakt kommen kann. Das

findet sich bis heute bei den solitären Unpaarhufern und auch teilweise bei den Equiden noch als mehr oder weniger heftiges Treiben.

Beim Übergang vom solitär-lebenden Zustand zur sozialen Lebensweise wandelte sich die Bedeutung dieses Gesichtsausdrucks: früher brachte damit die Stute ihre Kampfbereitschaft zum Ausdruck, heute ihre Paarungswilligkeit. Damit der Hengst das Rossigkeitsgesicht nicht „mißversteht", bietet ihm die Stute die Analregion unter gleichzeitigem Anheben des Schwanzes dar.

Als die einzig rezent lebenden solitären Unpaarhufer müßten Nashorn und Tapir Anzeichen eines Rossigkeitsgesichtes zeigen, was jedoch nicht der Fall ist.

Ich schlage deshalb eine andere Erklärung dafür vor, daß das Rossigkeits- und Drohgesicht bei den Equiden identisch ist: das Drohgesicht ist nicht sekundär beim Übergang zum sozialen Leben zum Rossigkeitsgesicht geworden, sondern das Drohgesicht ist erst im Moment der Ausbildung der sozialen Lebensweise in das Paarungsverhalten aufgenommen worden.

Die Paarung stellt im Leben eines Tieres ein außergewöhnliches und aus der Norm des „täglichen Lebens" fallendes Verhalten dar. Innerhalb eines sozialen Verbandes kann dieses Verhalten zum Angriffsauslöser für die übrigen Herdenmitglieder werden. Während der Paarungsstellung sind aber beide Tiere weitgehend wehrlos gegen einen Angriff; das Drohgesicht der Stute wehrt andere Artgenossen ab. Der Hengst nimmt aller Wahrscheinlichkeit nach in seiner Erregung das Drohgesicht der Stute nicht wahr, somit wäre das Drohen in den leeren Raum gerichtet, ein Vorgang, der nicht möglich ist; eine Ausdrucksbewegung, die keinen „Empfänger" hat, ist nicht bekannt.

Aber noch mehr spricht dafür, daß das Drohen während des Deckaktes gegen die Herdenmitglieder gerichtet ist. Es macht sich nämlich zusätzlich die Tendenz bemerkbar, sich zur Paarung abzusondern. Antonius (1951) schreibt, daß sich bei den Böhmzebras die Paare zeitweise von der Herde trennen. Bei den übrigen Equiden, ausgenommen die echten Pferde, gesellt sich der Hengst nur während der Rosse zum Stutenrudel. Der Hengst treibt die übrigen Stuten weg, damit sie die Paarung nicht stören. Antonius (1951) und Zeeb (1958) berichten von „Eifersucht" anderer Stuten bei den echten Pferden, die den Deckakt stören und vom Hengst verjagt werden müssen.

Eine andere Entwicklung hat das Paarungsverhalten bei den echten Pferden genommen. Hier steht der Hengst unter normalen Bedingungen ständig bei seinem Stutenrudel, treibt die Herde zusammen und muß eventuelle Nebenbuhler abschlagen. Wie schon erwähnt, findet sich bei den Pferden kein Drohen während der Paarung; auch treibt der Hengst die Stute nicht von der Herde weg. Selektiv ist in diesem Fall ausgemerzt worden, was die extreme Herdenbildung beeinträchtigen würde.

Ähnliche Verhältnisse lassen sich auch bei den verschiedensten Antilopen und beim Okapi beobachten (Walther 1958, 1960, 1964a und 1964b). Die Antilopenweibchen und auch das weibliche Okapi nehmen eine Körperhaltung während des Deckens ein, die weitgehend dem Kopf-tief-Drohen entspricht. Walther (1958) schreibt zu einer Beobachtung, bei der ein Kopf-tief-drohendes Oryxgazellen-Weibchen vom Bock belegt wurde: „Dabei wirkte die der Paarungsstellung sehr ähnliche Haltung des Kopf-tief-Drohens auf den Bullen offensichtlich auslösend . . ."

Auch das Absondern von den übrigen Herdenmitgliedern bzw. das Verjagen der übrigen Tiere konnte Walther beobachten. Der Große Kudubulle und der Oryxantilopen-Bulle verjagten alle Tiere aus der Nähe ihres Paarungsplatzes. In freier Wildbahn sah Walther (1964b), daß die Thomson-Gazellenböcke ihre Weibchen aus dem Rudel an die Peripherie des Reviers jagten und dort belegten. Mehrmals ließ sich auch beobachten, daß nachfolgende Weibchen vom Bock vertrieben wurden.

VII. Brunftzyklus und Trächtigkeit

Rein äußerlich läßt sich die Brunft durch Schleimabsonderung aus der Vulva oder besonders auffälliges Verhalten nur sehr schwer feststellen. Lediglich heftiges Treiben der Tiere untereinander läßt gewisse Rückschlüsse auf eine etwaige Brunft zu.

Aus den Geburts- und Deckdaten, die mir freundlicherweise von den genannten zoologischen Gärten zur Verfügung gestellt wurden, und aus eigenen Beobachtungen ergibt sich etwa folgendes Bild.

Werden die Weibchen in den ersten Tagen nach dem Gebären wieder zu den Männchen gelassen, so wird das Weibchen frühestens 15 Tage nach dem Gebären oder spätestens 35 Tage danach wieder belegt. Ein Weibchen konnte ich beobachten, das bereits zwei Tage nach der Geburt wieder zum Männchen gelassen wurde; beide Tiere

berüsselten sich zwar, nahmen aber sonst keinerlei spezielles Interesse aneinander.

Führt der erste Deckakt nach dem Gebären nicht zur Trächtigkeit, so werden die nächsten Paarungen 28—101 Tage danach wieder beobachtet; hat das Tier wieder nicht aufgenommen, so läßt sich die nächste Paarung nach 41—73 Tagen wiederholen. 37 Tage vor dem Gebären unternahm ein Männchen noch Aufreitversuche mit erigiertem Penis, wurde aber sehr heftig vom Weibchen abgebissen. Zusammenfassend läßt sich also folgendes feststellen. Wird das Weibchen nicht zwischen dem 15. und 35. Tage nach dem Gebären erneut erfolgreich gedeckt, dann erfolgen die nächsten Paarungen in Intervallen von 28—101 Tagen, wobei beide genannten Daten Extremwerte darstellen. Als die durchschnittliche Brunftwiederkehr kann man mit 50—80 Tagen rechnen (vgl. Tab. 2).

Tabelle 2
Brunftzyklus beim Tapir

	1. Deckakt nach dem Gebären	2. Deckakt	3. Deckakt
Hellabrunn *T. terrestris*			
„Dolly"	15 Tg. 17 Tg. 18 Tg. 18 Tg.	73 Tg. ca. 101 Tg.	ca. 73 Tg.
„Daisy"	20 Tg. 24 Tg.	28 Tg.	
Frankfurt/M. *T. terrestris*	15 Tg. ca. 30—35 Tg. 16 Tg. 94 Tg. [a] 96 Tg. [a]	ca. 66 Tg.	
Basel *T. terrestris*	15 Tg. 20 Tg.	52 Tg.	
Leipzig *T. indicus* [b]	erstmalig erfolglos gedeckt	ca. 30 Tg.	letzter vor dem Gebären beobachteter Deckakt 165 Tg. (2mal 80 Tg.)

[a] Weibchen waren längere Zeit vom Männchen getrennt.
[b] Schneider (1936).

Der Brunftrhythmus liegt damit bei den Tapiren höher als bei dem Indischen Panzernashorn, wo Lang (1961) ihn mit 36 bis 58 Tagen angibt.

Bei den echten Pferden liegen die Verhältnisse grundsätzlich ähnlich; erfolgt der erste Deckakt nicht 8—9 Tage nach dem Gebären, so wird die Stute nach ca. 21 Tagen erneut rossig (Meyer 1953).

Die Dauer einer Brunft ist ebenfalls wieder sehr variabel, sie kann zwischen 2 und 13 Tagen schwanken. Die normale Dauer dürfte 2 Tage betragen.

Als Trächtigkeitsdauer konnte ich für *T. terrestris* 385—402 Tage ermitteln; für *T. indicus* konnte ich 405 Tage feststellen, Schneider (1936) errechnete 392 Tage. Die Trächtigkeitszeiten, die ich festgestellt habe, stimmen mit den Angaben von Jennison (1927), Przibram (1927) und Brown (1936) überein. Eine bevorzugte Jahreszeit konnte ich nicht feststellen. Sanborn und Watkins (1950) geben als wahrscheinliche Geburtszeit in Siam die Monate November und Dezember an. In den zoologischen Gärten sind die Geburten über das ganze Jahr verteilt, was sich auf die Zooverhältnisse zurückführen läßt, wenn man überhaupt eine feste Brunft annehmen will (s. Tab. 3).

Tabelle 3

Die Verteilung der Geburten über das Jahr

Monat	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII
T. terrestris	1	1		2	3	2	4	1	1	1		1
T. indicus				1		1[b]				[a]2[c]		

[a] Krummbiegel, Zoolog. G. NF 8, S. 96, 1936.
[b] Krummbiegel, Zoolog. G. NF 9, S. 55, 1937.
[c] Schneider (1935).

Die Geschlechtsreife tritt nach Bourdelle (1955) bei den Tapiren zwischen dem vierten und fünften Lebensjahr ein. Aber schon Schneider (1936) schreibt, daß sein Schabrackentapir mit drei Jahren erfolgreich gedeckt wurde; in Nürnberg war das Weibchen ca. vier Jahre, während das Männchen ein Jahr älter war. Das Weibchen in Basel war ca. drei Jahre alt, als es das erste Mal gedeckt wurde. Beim Amerikanischen Tapir ließ sich der erste er-

folgreiche Deckakt beobachten, als die Weibchen knapp drei bzw. vier Jahre alt waren. Die Frühreife der Tiere ist auf die Zooverhältnisse zurückzuführen, was sich ja auch bei anderen Tieren bemerkbar macht.

VIII. Die Geburt

Die Geburt ist eines der wesentlichen Ereignisse im Leben eines Säugetieres; es ist daher berechtigt, das Verhalten unmittelbar vor, während und nach der Geburt im Rahmen dieser Arbeit mitzuteilen. Außerdem gibt das Verhalten des Jungtieres kurz nach der Geburt die Möglichkeit, einige Aussagen über angeborenes Verhalten und über die Reifung gewisser Verhaltensweisen zu machen.

Das Verhalten während der Geburt konnte ich viermal bei *T. terrestris* beobachten und teilweise photographieren (drei Geburten in Hellabrunn und eine im Zoologischen Garten Frankfurt/Main[2]). Der Geburt bei *T. indicus* konnte ich leider nicht beiwohnen, wohl aber die Jugendentwicklung vom ersten Tag an verfolgen.

Die Anzeichen der kurz bevorstehenden Geburt sind nicht immer besonders deutlich. Am hervorstechendsten ist die große Unruhe des Weibchens; sind noch andere Tiere im Stall oder sichtbar, so versucht es, sie wegzubeißen. Ist das Tier daran aber durch das Gitter gehindert, attackiert es die Trennwand, scharrt und schlägt mit den Beinen im Übersprung oder nimmt Stroh ins Maul und schlenckert es sich um den Kopf wie ein beutelnder Hund. Gleichzeitig ist damit aber eine gewisse Schwerfälligkeit und Vorsicht in der Bewegung der Tiere, besonders beim Hinlegen, zu beobachten. Das Euter ist sehr stark geschwollen, die Zitzen stehen nach außen weg; melkt man das Euter, so spritzt sofort Milch heraus. Die Vulva ist kurz vor der Geburt leicht geschwollen. Bei einem Tier konnte ich auch beobachten, daß es einen Tag vor der Geburt einen Schleimfaden aus der Vulva verlor; einige Stunden später konnte ich denselben Vorgang nochmals mehrfach sehen. Naaktgeboren (1961) beobachtete dasselbe bei der Geburt des Frettchens. Es dürfte sich dabei um den sich in Auflösung befindenden zervikalen Schleimpfropf handeln.

Slijper (1960) teilt den Geburtsvorgang in drei Phasen ein: die Eröffnungs-, die Austreibungs- und die Nachgeburtsperiode. Die Eröffnungsperiode mit den Vorwehen ist bei den Geburten nicht

[2] Siehe Kirchhofer Z. f. T. 20, 1963.

gleich lang gewesen (vgl. Tab. 1). Während dieser Zeit geht ein Großteil des Fruchtwassers stoß- oder tropfenweise ab; das Tier läuft dabei unruhig hin und her. Aufstehen und Ablegen erfolgt in immer kürzeren Abständen, das Tier ist äußerst unruhig; bei allen Tieren kurz vor der Geburt konnte ich auch einen leichten Darmvorfall beobachten. Die Tiere begeben sich auch immer wieder in das Koteck, koten und harnen aber nur sehr wenig. „Blitzen" Öffnen und Schließen der Vulva in schneller Folge wurde bei zwei Tieren festgestellt.

Die Eröffnungsphase geht dann allmählich in die eigentliche Geburtsperiode über. Die Austreibungswehen sind stark und laufen in rhythmischer Folge über den ganzen Körper. Im normalen Verlauf liegt das Weibchen zunächst völlig auf der Seite und preßt. Dabei werden die Hinterbeine steif nach hinten weggestreckt, die Vorderbeine werden angewinkelt an den Körper gedrückt, oder das Tier schlegelt mit den Vorderbeinen hin und her. Bei einer schweren Geburt wälzt sich das gebärende Tier teilweise auf die Schulter und auf den Rücken und reißt den Oberkörper ruckartig nach oben (8. 2. 63). In der Endphase erhebt sich dann das Tier wieder und läuft schrittweise im Gehege umher; nach jedem Schritt bleibt das Tier stehen und preßt in der typischen Hockstellung, die der Tapir sonst einnimmt, wenn er harnt oder kotet. Zwischendurch legt sich das Tier auch nochmals nieder und preßt im Liegen weiter. In drei der beobachteten Fälle begibt sich das gebärende Tier in das Kotecck und preßt dort wie zum Koten; in einem Fall scharrte das Tier auch vorher in der charakteristischen Weise. Im Schritt läuft es dann wieder durch das Gehege, unterbrochen von erneuten Wehen oder wiederholtem Abliegen.

Die Beobachtung, daß die Tiere während der Geburt an ihren Kotplatz gehen, beschreibt auch Naaktgeboren (1961) bei der Geburt des Frettchens. Dasselbe berichtet Lang (1961) bei der Geburt des Indischen Panzernashorns, hier scharrte das Weibchen ebenfalls in der typischen Weise wie zum Koten vor der Geburt.

Sowohl der Embryo als auch der Kot werden durch das Pressen der Bauchmuskulatur ausgetrieben. Beides muß dabei den gleichen Reiz auf bestimmte Muskelzüge ausüben, so daß es dabei zu einer „falschen" Reaktion kommt.

Während der Preßwehen zeigt das Weibchen ein typisches „Wehengesicht" (Abb. 18): die Geburt selbst wird vom Stöhnen und

Keuchen des gebärenden Tieres begleitet. Die Geburt erfolgte in drei Fällen im Stehen, d. h. in der schon beschriebenen typischen Hockstellung. Die Geburt im Frankfurter Zoo (8. 2. 63) ist nicht als normaler Fall zu bewerten, der Geburtsverlauf nahm erst seinen Fortgang, als dem Tier wehenfördernde Mittel injiziert worden waren.

Die Jungtiere wurden in allen beobachteten Fällen in Kopfendlage geboren, wie es für Unpaarhufer auf Grund ihrer Anatomie charakteristisch ist (S l i j p e r 1960). Die Fruchthüllen und die Nabelschnur reißen normalerweise während des Geburtsvorganges, so daß das Jungtier ohne Verbindung mit der Mutter und frei von Fruchthüllen in das Lager fällt. Bei einer Geburt, die dem Tier sichtlich Schwierigkeiten bereitete, hing der Embryo zunächst noch an der Nabelschnur in den Fruchthüllen. Durch eine Bewegung des Muttertieres riß beides ab bzw. durch, und das Jungtier fiel auf den Boden.

Die Geburt ist mit Austreibung der Nachgeburt beendet; dabei treten nochmals, wenn auch schwach, Wehen auf. Das Muttertier kaut an der Nachgeburt herum, frißt sie aber auch dann nicht völlig, wenn man sie liegen läßt. Blutstropfen und Fruchtwasser werden sämtlich und säuberlich aufgeleckt. Die Zeitspanne, die bis zur Austreibung der Nachgeburt verstreichen kann, ist unterschiedlich (vgl. Tab. 4).

T a b e l l e 4

Vergleich der Geburtsvorgänge bei *T. terrestris*

	Weibchen Frankfurt[a]	„Daisy" Hellabr.	„Daisy" Hellabr.	„Dolly" Hellabr.	Weibchen Basel[b]
Datum	8. 2. 63	27. 4. 63	21. 6. 64	30. 7. 64	8. 12. 54
Geburtsstunde	20.20	9.16	15.18	23.49	21.00
Allantois geplatzt	7. 2. 63 14.30	26. 4. 63 16.00	14.25	17.00	?
Dauer der Eröffnungsp.	30 Std.	ca. 17 Std.	47 Min.	ca. 7 Std.	?
Austreibung	3—5 Min.	6 Min.	6 Min.	5 Min.	?
Nachgeburt	70 Min.	44 Min.	60 Min.	60 Min.	105 Min.
primipar	nein	ja	nein	nein	?
Geburt im	Liegen	Stehen	Stehen	Stehen	?

[a] Keine normalen Umstände, erst durch wehenfördernde Injektion kommt es zur Geburt.

[b] Tierkartei Basel.

Abb. 18: „Wehengesicht" eines pressenden Flachland-tapir-Weibchens

Der eigentliche Geburtsverlauf wurde nicht davon beeinflußt, ob das Tier primipar oder pluripar war.

Auszugsweise folgt das Protokoll der *terrestris*-Geburt am 21. 6. 1964 in München-Hellabrunn: (vgl. Abb. 19 a—d, während der Austreibung von 15.12—15.18).

6.00 Uhr: Anzeichen einer bevorstehenden Geburt machen sich immer mehr bemerkbar. Das Weibchen läuft unruhig hin und her; Bewegungsstereotypien.

7.00 Uhr: das Weibchen wird von den anderen Tieren abgesondert, die Unruhe dauert an, das Tier nimmt wiederholt Stroh ins Maul, läßt es wieder fallen, beutelt es sich um den Kopf, harnt und kotet mehrmals in kleineren Mengen, erstmals äußert das Weibchen den Stimmfühlungslaut „e'he — e'he", außerdem das übliche Pfeifen, leichter Darmvorfall ...

8.43 Uhr: Weibchen verliert Schleimfaden aus der Vulva, Vorwehen setzen ein, Abliegen und Aufstehen erfolgt in mehr oder weniger kurzen Perioden, Aufstehen erfolgt meist ruckartig, das Niedertun sehr vorsichtig und schwerfällig, Weibchen setzt sich dabei wie ein Hund auf den Boden; fortlaufend pfeifend ...

11.20 Uhr: Weibchen begibt sich in Hockstellung, preßt sehr stark, es tritt aber nur Harn aus.

12.00 Uhr: Verhalten weißt nichts außergewöhnlich Neues auf ...

14.25 Uhr: Weibchen preßt erneut besonders stark, gelblicher Schleimfaden tritt aus der Vulva aus, das erste Fruchtwasser geht tropfenweise ab, Tier läuft hin und her, gepreßt „e'he — e'he",

14.32 Uhr: geht ins Koteck, kotet sehr wenig, läuft dann weiter unruhig im Stall umher, Fruchtwasser geht weiterhin in kleineren und größeren Mengen ab, wenn Tier hin und her läuft, dazwischen tut sich das Tier wiederholt nieder, Abstände zwischen Auf und Niedertun werden immer geringer (ca. 5 Min.), in Ruhelage ist der Rüssel kontrahiert, Nasenlöcher weit geöffnet, atmet keuchend, weiter Vorwehen ...

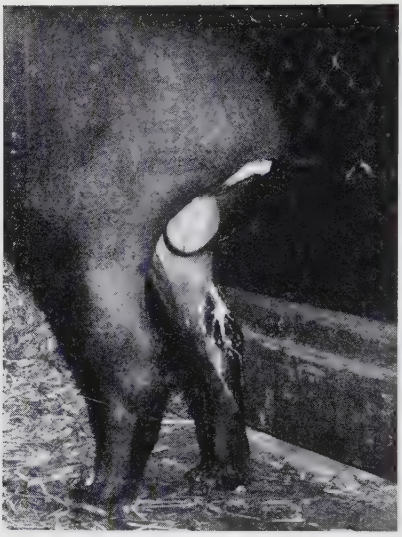


Abb. 19 a: Erstes Austreten der Fruchtblase

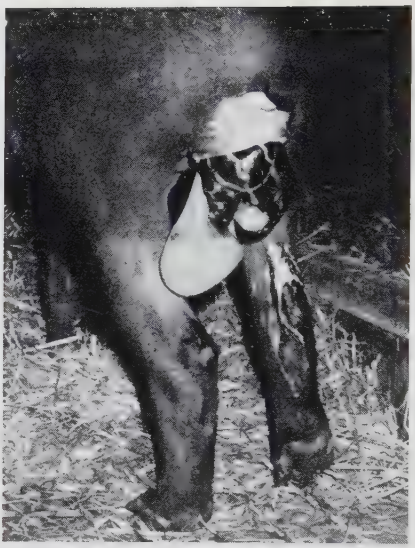


Abb. 19 b: Erste Phase des Austreibens. Der Kopf des Jungtieres ist bereits zu sehen

Abb. 19 c: Kurz vor Beendigung der Geburt

Abb. 19 d: Nach beendeter Geburt wendet sich das Muttertier sofort dem Jungen zu

15.04 Uhr: Weibchen in Ruhelage,

15.08 Uhr: Wehen setzen ein, Tier liegt völlig auf der Seite, preßt, Fruchtwasser tritt aus, erhebt sich, läuft umher, preßt, wenn es steht.

15.12 Uhr: Beim Pressen erscheint erstmalig die Fruchtblase (Abb. 19 a), verschwindet nach der Wehe wieder in der Vulva, Tier läuft zum Kotplatz, preßt dort stark, geht dann Schritt für Schritt von der Kotecke wieder zurück in den Stall, nach jedem Schritt bleibt das Tier sehen und preßt, macht dabei „Wehen-Gesicht".

15.14 Uhr: Fruchtblase erscheint erneut, Fruchtwasser läuft in großen Mengen ab, Tier läuft weiter umher, bei jedem Stehen zieht eine Wehe über den Körper, bei jeder Wehe wird der Foetus weiter ausgetrieben (Abb. 19 b—c).

15.18 Uhr: Mit der letzten Wehe fällt der Foetus in das Lager, Kopfendlage, Mutter wendet sich nach erfolgter Geburt sofort dem regungslos daliegenden Jungtier zu, (Abb. 19 d) Jungtier hat Ohren angelegt, Rüssel maximal kontrahiert, Nasenlöcher weit geöffnet, Mutter beleckt kurz das Neugeborene, Stimmfühlungslaut der Mutter, wendet sich dann ab, kehrt nach kurzer Zeit zurück,

15.20 Uhr: Jungtier bewegt die Ohren, Mutter beleckt es ausführlich (Abb. 20), Jungtier schlegelt mit den Beinen ...

15.22 Uhr: Jungtier versucht hochzukommen, schlegelt und strampelt mit den Beinen, Ohren stehen noch nicht, Mutter leckt weiterhin ...

15.25 Uhr: Ohren stehen beim Jungtier, Mutter beleckt und beknabbert das Junge unter ständigem „e'he — e'he", schiebt das Junge mit dem Rüssel vor sich her. ...

15.42 Uhr: erstes Leerlaufsaugen beim Jungtier, mümmelt mit den Lippen, weitere Aufstehversuche des Jungtieres, Leerlaufsaugen, Belecken durch die Mutter, Jungtier wehrt Fliegen durch Schütteln mit dem Kopf ab, Mutter legt sich mehrmals kurz nieder, frißt etwas Heu, ...

16.13 Uhr: während des Fressens setzen Nachwehen ein,

16.18 Uhr: Nachgeburt ist abgegangen.

16.20 Uhr: Mutter beginnt an der Nachgeburt zu fressen, Nachgeburt wird aber entfernt.

16.30 Uhr: Erste Gehversuche des Jungen, stakst unkoordiniert umher, fällt gleich wieder in Ruhelage zurück.

16.32 Uhr: Mutter preßt im Liegen, weißer Schleim tritt aus, erhebt sich kurz danach wieder,

16.38 Uhr: Jungtier beginnt mit Eutersuche an der Schulter der Mutter, dauert mit mehreren Unterbrechungen an bis 17.38 Uhr, erster Saugakt ...

Im Laufe der Nacht spielt sich das Verhältnis Mutter-Kind immer mehr ein.

Slijper (1960) schreibt, daß die Tiere in der Regel zu der Tageszeit gebären, in der sie normalerweise schlafen: Naaktgeboren (1961) und Murr (1932) (zit. bei Naaktgeboren 1961) konnten das für das Frettchen bestätigen. Bei den Tapiren hätten danach die Geburten am Tag stattfinden müssen: sie sind hier aber über die gesamten 24 Stunden verteilt (s. Tab. 4). Die Er-

klärung ist in dem veränderten Aktivitätsrhythmus der Tiere zu suchen, der durch die Zooverhältnisse hervorgerufen ist. Ganz deutlich ist aber die Tendenz zu erkennen, daß die Tiere zu einer möglichst ruhigen Zeit gebären wollen. Die Möglichkeit den Geburtsvorgang hinauszuzögern, wie es Slijper (1960) für Pferde und Robben beschreibt, ließ sich bei den Tapiren nicht nachweisen; sonst hätte ein Weibchen sicherlich nicht sonntagnachmittags bei stärkstem Besucherandrang geboren.

Bei drei Muttertieren konnte ich am 1., 4. bzw. 7. Tag nach der Geburt nochmals wiederholt ein deutliches Pressen beobachten. Dabei trat in zwei Fällen eine gelblich-weiße Flüssigkeit aus, bei dem dritten Tier wurde ein weißlicher Schleimfaden abgesondert, wie ich ihn auch vor der Geburt gesehen hatte.

Abb. 20: Das Muttertier beleckt das Junge

Verhalten Mutter—Kind

Soweit das Verhalten zwischen Mutter und Kind nicht bereits bei der Beschreibung bestimmter Bewegungsabläufe behandelt worden ist, will ich es hier beschreiben.

Der neugeborene Tapir liegt zunächst völlig ruhig am Boden, so wie er aus der Vulva geglitten ist. Die Mutter wendet sich nach der Geburt sofort dem Jungtier zu und beginnt es zu belecken und zu beknabbern; das Junge versucht sich dem durch Schütteln und

Aufstehversuche zu entziehen. Kirchshofer (1963) beschreibt das ebenfalls für andere Huftierkälber.

Das Lecken dient aber nicht ausschließlich der Säuberung des jugendlichen Fellkleides, gleichzeitig hat es eine massierende und stimulierende Wirkung. Durch das Lecken kurz nach der Geburt, dem sich das Jungtier zu entziehen sucht, wird es veranlaßt, sich zu erheben und mit der Eutersuche zu beginnen. Durch die Massage, vor allen Dingen der Bauch- und Analgegend, wird die Entleerung angeregt. Sehr häufig ließ sich anschließend daran eine Miktion oder Defäkation beobachten; mehrmals sah ich auch, daß das Jungtier in der typischen Weise mit den Hinterbeinen scharrte, als es von der Mutter an der Hinterhand oder Analgegend beleckt worden war. Ähnliches beschreibt Schneider (1936), als dem Jungtier ein Einlauf verabreicht wurde. Gleichzeitig wird damit die Milchaufnahme durch das Jungtier angeregt. Häufig konnte ich beobachten, daß sich das Muttertier nach erfolgtem Lecken auf die Seite legt und das Junge zu saugen beginnt. Die Intensität des Leckens ist sehr unterschiedlich; bei dem erstgebärenden Schabrackentapir konnte ich anfangs nur wenig und auch nicht besonders intensives Lecken beobachten; bei einem primiparen *terrestris*-Weibchen dagegen konnte ich keinen Unterschied gegenüber einem „erfahrenen" Weibchen feststellen. Mehrere Mütter beleckten und beknabberten nicht nur ihr Junges, sondern schoben und stießen das Neugeborene scheinbar recht unsanft mit dem Rüssel hin und her. Dieser etwas rauhen Behandlung will sich der kleine Tapir natürlich entziehen und kommt so schneller auf die Beine und an das Gesäuge.

Als erste Lautäußerung gleich nach der Geburt hörte ich von der Mutter das schon beschriebene „e'he — e'he"; die ersten Laute vom Jungtier vernahm ich meistens erst, wenn es schon einigermaßen fest auf den Beinen stand. Bei einem erstgebärenden Flachlandtapir hörte ich erstmalig unmittelbar nach der Geburt den typischen Stimmfühlungslaut.

In den ersten Tagen nach der Geburt versucht das Muttertier den Kontakt mit dem Kind nicht zu verlieren; das Weibchen legte sich immer so in die Ruhelage, daß es mit dem Kopf neben das Jungtier kommt. Oftmals beleckte dabei die Mutter das Junge, bis beide zu schlafen oder zu dösen beginnen. Läuft das Kleine weg, so erhebt sich die Mutter und folgt dem Jungtier, oftmals unter Ausstoßen des Stimmfühlungslautes, bis es sich wieder in Ruhe-

lage begibt. Später läßt dieser Nachfolgetrieb bei dem mütterlichen Tier nach. Beim Jungtier konnte ich etwas in der Art entsprechendes beobachten. Liegen beide Tiere in Ruhelage, und die Mutter erhebt sich, so bleibt das Jungtier häufig liegen und „drückt" sich in der Art eines Kitzes; dabei wird der Kopf auf den Boden gelegt und die Ohren angepreßt. Einmal konnte ich auch sehen, daß das Jungtier bei einem plötzlichen Erschrecken schlagartig aus dem Stehen in diese Lage „fiel". Die Streifen und die Tupfenfärbung des Jungen läßt ein solches Ablegen des Jungtieres durch die Mutter in freier Wildbahn durchaus als wahrscheinlich erscheinen.

Eine besondere Beziehung zwischen Mutter und Kind wird natürlich durch den Saugakt hergestellt. Sobald das Junge einigermaßen sicher auf den Beinen ist, beginnt es nach dem Euter zu suchen. Der Beginn der Eutersuche ist recht unterschiedlich (vgl. Tab. 5), er hängt sehr stark von der Aktivität des Jungtieres und auch einer etwaigen Hilfestellung des Muttertieres ab. In einem Fall half ein Muttertier, das schon fünf Junge geboren hatte, indem es das Neugeborene mit dem Kopf in die richtige Saugstellung zu schieben versuchte; bei anderen „erfahrenen" Müttern ließ sich derartiges nicht beobachten.

Den ersten erfolgreichen Saugakt konnte ich bei der hilfebietenden Mutter bereits 93 Minuten nach der Geburt sehen; bei einem erstgebärenden Tier verstrichen dagegen 284 Minuten, bis das Junge die mütterliche Milchquelle fand. In den beiden anderen von mir beobachteten Fällen saugte das Jungtier 140 bzw. 167 Minuten nach der Geburt das erste Mal (vgl. Tab. 5). Die Kenntnis der Euterlage am mütterlichen Körper ist den Jungtieren nicht angeboren (vgl. H e d i g e r 1961). Angeboren ist dagegen das Schema, die Milchquelle unter einem bestimmten Winkel zu suchen. Es kommt daher am Anfang immer dazu, daß die Neugeborenen unter dem angeborenen Winkel, aber am falschen Körperteil suchen; sie lernen also durch Versuch und Irrtum das Euter zu finden (Abb. 21). Aber nicht nur am Muttertier suchten die Jungtiere; auch dem Gitter oder der Wand näherten sie sich unter einem spitzen Winkel, sie bevorzugten dabei besonders die Ecken. Ähnliches läßt sich bei fast allen Huftierkälbern beobachten (K i r c h s h o f e r 1963).

Das sichere Erlernen der Euterlage nimmt einige Zeit in Anspruch; nach zwei Tagen waren die jungen Tapire immer noch nicht so sicher, daß sie das Gesäuge auf Anhieb gefunden hätten.

Abb. 21: Jungtier bei der Eutersuche

Bei der Eutersuche ist die Tendenz deutlich, die Mutter auf Kreisbögen zu umgehen und dabei unter einem möglichst spitzen Winkel an sie zu gelangen. In den vier von mir beobachteten Fällen begannen drei Jungtiere mit der Suche am Kopf, der Schulter oder im Winkel, der durch das Vorderbein und die Brust bzw. den Bauch gebildet wird. Ein Jungtier suchte im Winkel Hinterbein — Bauch, fand aber die Zitze nicht und lief vorbei. Außer in dem schon beschriebenen Fall erleichterten die Alttiere die Eutersuche nur dadurch, daß sie sich völlig auf die Seite wälzten, wenn das Jungtier an der Mutter suchte und dabei irgendwo saugte. Manchmal spreizten sie dabei das obere Hinterbein völlig ab. Die Suche dauert so lange an, bis das Junge endlich das Euter gefunden und das erste Mal gesaugt hat; die Suche wird durch mehr oder weniger lange Ruheperioden unterbrochen.

Mutter und Jungtier nehmen beim Saugen eine besondere Lage ein. Im normalen Fall liegt die Mutter dabei völlig auf der Seite; das Schabrackentapir-Weibchen schlief dabei sogar regelmäßig. Oftmals streckten die Muttertiere das obere Hinterbein weg und erleichterten damit dem Jungtier das Auffinden der Zitzen (Abb. 22). Während des Saugaktes fiel das Bein häufig herunter und ruhte dann auf dem Rücken des Jungen. Das Jungtier saugt im typischen Fall immer im Liegen. Meistens ruht es im spitzen Winkel zum Bauch der Mutter, so wie es herankommt; häufig lag es aber auch fast senkrecht zu ihr (Abb. 23). Am Anfang saugten die

Abb. 22: Junger Schabrackentapir beim Saugen, das Muttertier hebt ein Hinterbein, um das Junge nicht zu behindern

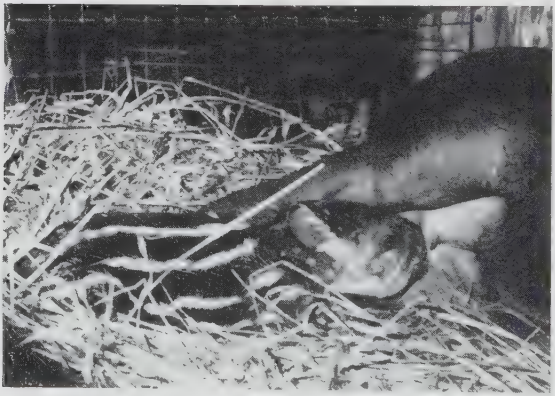


Abb. 23: Junger Flachlandtapir in normaler Saugstellung

Jungtiere auch von hinten zwischen den Beinen durch. Die ersten Züge können noch im Stehen gemacht werden. Auch ältere Tiere, die noch gesäugt werden, tun dies fast ausschließlich in der Ruhelage; hin und wieder saugten diese Tiere aber auch im Stehen an der liegenden Mutter. Die Ohren legt das saugende Jungtier meist an den Kopf an; bei großer Fliegenplage werden die Ohren bewegt. Bei langandauerndem Saugen schlossen die Jungen meistens

die Augen. Die Tapire saugen ohne Milchtritt oder ein Stoßen mit dem Kopf, wie es Wiederkäuerkälbern eigen ist.

Beim jungen Schabrackentapir in Nürnberg konnte ich in den ersten Tagen eine völlig atypische Saugstellung beobachten. Das Junge versuchte ständig an der stehenden Mutter zu saugen; es näherte sich von hinten und saugte zwischen den Hinterbeinen durch (Abb. 24). Oft kam es aber auch von vorn und versuchte in der typischen Equidenstellung zu saugen (Abb. 25). Mehrmals setzte es sich dazu auch hin. Die Mutter duldete diese Art zu saugen nur sehr selten, meist schlug sie das Jungtier nach einigen Zügen

Abb. 24: Junger Schabrackentapir saugt in atypischer Weise von hinten im Stehen

mit einem Hinterbein ab. Nur wenn sie fraß oder anderweitig beschäftigt war, konnte der Saugakt etwas länger dauern. Ein normales Saugen konnte ich anfangs nur nachts beobachten; später normalisierte sich das Saugverhalten. Ein Saugen am stehenden Alttier konnte ich sonst nur noch vereinzelt an einem halbjährigen Flachlandtapir feststellen. Eine mögliche Erklärung für das Verhalten des Schabrackentapirs sehe ich darin, daß das Mutter-Kind-Verhältnis noch nicht richtig eingespielt war. Das Muttertier be-

treute sein erstes Junges und ließ wahrscheinlich dieses zu wenig saugen; vielleicht hatte das Alttier auch anfangs noch zu wenig Milch, so daß der kleine Tapir Hunger litt. Mit zunehmender Vertrautheit mit der Situation fiel das atypische Verhalten weg.

Interessant daran ist noch, daß das Jungtier, wenn es in der ungewöhnlichen Haltung saugte, das meistens in derselben Stellung wie die anderen Huftiere tut. Lang (1961) schreibt, daß das Nashornjunge im Stehen an der stehenden Mutter saugt; häufig sogar von hinten zwischen den Beinen durch. Das ist aber sicherlich auf die in diesem Fall gleiche anatomische Situation zurückzuführen.

Sowie die Jungtiere einigermaßen sicher auf den Beinen sind, animieren sie die Muttertiere durch Stoßen in die Weiche, sich auf die Seite zu legen. Gibt die Mutter nicht sofort nach, so schiebt der kleine Tapir seinen Kopf zwischen Hinterbein und Körper der Mutter. Auf diese stärkere Aufforderung hin wälzt sie sich meistens

Abb. 25: Junger Schabrackentapir saugt in Equidenmanier

in die Seitenlage; die Extremitäten werden weitabgestreckt auf den Boden gelegt. Will das Alttier aber das Junge nicht säugen, dann erhebt es sich. Andererseits beendet das adulte Tier einen Saugakt dadurch, daß es sich in die Ruhelage wälzt.

Vor dem aktiven Aufsuchen des Euters durch das Jungtier, das erst erfolgen kann, wenn das Neugeborene einigermaßen sicher auf

den Füßen stehen kann, läßt sich Leerlaufsaugen beobachten. Dasselbe beschreibt Pilters (1954) für die Tylopoden und Kirchshofer (1963) von anderen Huftierkälbern. Innerhalb der ersten halben Stunde begannen alle von mir beobachteten jungen Tapire mit dem Leerlaufsaugen (vgl. Tab. 5); zu dieser Zeit lagen die Jungtiere immer noch am Boden. Das Jungtier bedarf also keines speziellen Auslösers, um die Saugbewegungen in Gang zu setzen. Die Verhaltensweise ist bei der Geburt bereits reif (Kirchshofer 1963). Auch während der Suche saugt das Jungtier noch häufig ins Leere. Es saugt aber jetzt bereits an allen Gegenständen, die ihm begegnen — Extremitäten, Wand, Gitter usw. Nach dem erfolgreichen Auffinden der mütterlichen Milchquelle konnte ich auch noch vereinzelt Leerlaufsaugen feststellen, besonders bei dem jungen Schabrackentapir in Nürnberg.

Tabelle 5

Vergleich einiger Verhaltensweisen des *T. terrestris* nach der Geburt (Uhrzeit bezieht sich auf vollendete Geburt)

	Hellabr. 30. 7. 64	Hellabr. 21. 6. 64	Hellabr. 27. 4. 63	Frankfurt 8. 2. 63
1. Ohrenaufrichten ..	3 Min.	7 Min.	6 Min.	1 Min. K.
1. Kopfschütteln ...	12 Min.	7 Min.	3 Min.	2 Min. (6 Min. K.)
1. Aufstehversuche ..	17 Min.	4 Min.	3 Min.	11 Min.
Eutersuchebeginn ..	105 Min.	80 Min.	136 Min.	23 Min.
Leerlaufsaugen	7 Min.	24 Min	—	12 Min. K.
Stimmfühlung des Jungtieres ..	17 Min.	216 Min.	—	148 Min.
1. Sitzen	37 Min.	21 Min.	23 Min.	11 Min.
Ruhelage des Jungtieres ..	71 Min.	32 Min.	122 Min.	6 Min.
1. Gehversuche	84 Min.	72 Min.	49 Min.	23 Min.
1. Saugen	167 Min.	140 Min.	284 Min.	93 Min.

K. = Werte von Kirchshofer (1963).

IX. Spiel

Das Spielverhalten ist bei den Tapiren recht wenig ausgeprägt. Es erschöpft sich meist in Laufspielen und Springen der Jungen.

In den meisten Fällen ist in einem Gehege nur ein Jungtier, so daß ein Miteinanderspielen der Jungen nicht beobachtet werden konnte. Sobald der kleine Tapir fest auf den Beinen steht, beginnt er in den Aktivitätsphasen vereinzelt zu spielen. Er galoppiert in Kreisen um die Mutter und äußert dabei „e'he — e'he". Aus dem Laufen heraus schnellt er sich plötzlich in die Luft und zur Seite, um dann weiter zu laufen; oftmals schließt sich ein Sprung nach einigen Metern zur anderen Seite an. Dabei schlenkert das Jungtier teilweise mit dem Kopf; das Verhalten erinnert damit an das „Tanzen" der adulten Tiere (s. S. 103). Die Mutter nimmt so gut wie keine Notiz vom Treiben ihres Jungen; hin und wieder äußert sie ein „beruhigendes" „e'he — e'he" und wendet sich ihm zu. So plötzlich wie das Laufen und Springen begonnen hat, so plötzlich hört es wieder auf. Dieses Springen und Laufen um die Mutter als ruhenden Pol findet sich auch bei den Equidenfohlen als Laufspiel. Auch das junge Panzernashorn spielt auf diese Weise (L a n g 1961). Vereinzelt konnte ich auch beobachten, daß die Jungen die Mutter zum Spiel animieren. Ein junger Tapir sprang unter Kopfschlenkern auf die Mutter zu, stieß sie mit dem Maul an und galoppierte davon; die Muttertiere reagierten, soweit ich es beobachten konnte, nie auf derartige Aufforderungen. Das Jungtier kehrte in den meisten Fällen noch ein bis zwei Mal im Bogen zur Mutter zurück und nahm erneut die vergeblichen Bemühungen auf. Dann wendet sich das Jungtier anderen Angelegenheiten zu, meist tut es sich leicht erschöpft nieder.

In Hellabrunn konnte ich beobachten, wie ein 5 Wochen alter Tapir ein drei Tage altes Jungtier zum Spielen aufforderte. Er lief auf das jüngste Tier zu, stieß und kniff es in die Hinterhand und galoppierte davon; der so aufgeforderte Spielpartner antwortete aber nur mit ängstlichem Fiepen. Das Jungtier kommt in großem Bogen zurück und versucht erneut, ein Nachlaufen zu veranlassen. Später versucht das ältere Tier nochmals das jetzt liegende Junge zum Spielen anzuregen. Der Schnauzenstoß der Jungtiere dürfte ein ritualisiertes Beißen sein, wie es W a l t e r (1959, 1964a) beim Paarungsverhalten der verschiedensten Antilopen beschrieben hat.

Bei den adulten Tieren ließ sich nur vereinzelt ein reines Laufspiel beobachten. Die Jagden der beiden Geschlechtspartner sind auf jeden Fall sexuell getönt, wenn es auch nur in der Brunft des Weibchens zu einem eventuellen Deckakt kommt; dieses Treiben ist ein fester Bestandteil des Paarungsverhaltens.

Vereinzelt lassen sich aber die adulten Tiere zum Mitlaufen durch die Jungtiere anregen. In Hellabrunn galoppierte öfters ein halbjähriger Tapir wild durch das Gehege, ohne daß ich die Ursache dazu erkennen konnte. Nach kurzer Zeit galoppierten alle anderen Tiere, die mit im Gehege waren, hinterher. Es handelt sich hier um die Übertragung einer Stimmung auf ein anderes Tier (L o r e n z 1935). Einmal konnte ich dabei beobachten, daß ein älteres Männchen bei einem jüngeren ♂ aufritt ohne auszuschachten.

X. Aktiogramm

Die Berichte der Freilandbeobachter über den Malayischen Tapir und den Flachlandtapir stimmen weitgehend darin überein, daß die Tapire nachtaktiv sind. Nur K r i e g (1948) schreibt, daß der Amerikanische Tapir zu allen Tageszeiten unterwegs anzutreffen sei, besonders aber früh und abends, während die heißeste Mittagszeit verschlafen oder verdöst würde.

Während meiner Beschäftigung mit den Tapiren habe ich auch beide Arten auf ihre Tages- und Nachtaktivität untersucht. Durch die starre Zeiteinteilung in den zoologischen Gärten, die durch Fütterungszeiten, Ein- und Aussperren gegeben ist, wird der natürliche Rhythmus sehr stark beeinflußt. Trotzdem lassen sich verschiedene Phasen der Aktivität feststellen.

Einen Großteil des Tages verbringen die Tiere dösend in der Ruhelage oder mehr oder weniger auf die Seite gewälzt im Schatten zu. Gegen Abend werden die Tiere aktiv, laufen im Gehege umher, jagen sich usw. Der Beginn dieser Aktivitätsphase liegt ungefähr eine Stunde vor der Zeit, in der die Tiere wieder in den Stall gesperrt werden.

Bei den Tieren in Basel, denen ein Gehege mit Wasserbassin zur Verfügung stand, verschob sich diese Aktivitätsphase weiter in den Nachmittag hinein; die Tiere tummelten sich dann meist im Wasser. Die Hellabrunner Tiere zeigten diese Verschiebung nicht, obwohl sie auch ein Wasserbecken hatten. Die abendliche Aktivitätsphase erstreckt sich über ca. 3—4 Stunden, in der sie in erster Linie das vorgeworfene Futter fressen. Anschließend dösen die Tiere wieder in Ruhelage oder laufen hin und her. Es dürfte das die Zeit sein, in der sie in freier Wildbahn ihrem Nahrungserwerb nachgehen, was im zoologischen Garten entfällt. An diese Periode schließt sich eine Phase des Tiefschlafes an: die Tiere liegen völlig

auf der Seite, die Extremitäten sind vom Körper weggestreckt und entspannt. Während dieser Zeit lassen sich die Tiere durch den leise hantierenden Beobachter nicht stören, auch das Licht einer Taschenlampe wird nicht beachtet.

Die Dauer des Tiefschlafes ist je nach Individuum unterschiedlich; meist schlafen aber die Tiere eines Stalles ungefähr gleich lang. Die Tiere in Hellabrunn unterbrachen den Tiefschlaf fast regelmäßig für ca. eine Stunde um Mitternacht, um zu koten und wieder etwas zu fressen. Bei den Schabrackentapiren in Nürnberg und Basel ließ sich auch fast regelmäßig eine Unterbrechung des Tiefschlafes feststellen. Zwischen 2^{00} und 4^{00} Uhr war diese Tiefschlafperiode vorbei. Die Tiere wälzten sich in Ruhelage oder stehen und laufen umher (vgl. Abb. 26).

In Hellabrunn hatte ich während der heißen Sommertage Gelegenheit, die Tiere auch nachts im Freigehege zu beobachten. In der Zeit, in der sie sonst im Stall dösten, bewegten sie sich im Ge-

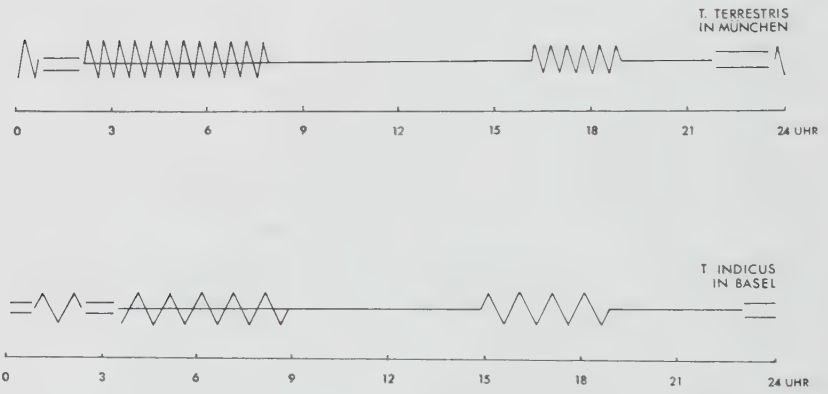


Abb. 26: Aktiogramm der Schabrackentapire in Basel und der Flachlandtapire in München
Erklärung der Zeichen: ∧∧∧ Aktivität, —— Ruhelage und Dösen, ∧∨∧ Ruhelage, kurzfristig durch Aktivität unterbrochen, = Tiefschlaf.

hege umher. Die Tiefschlafperiode wurde dabei etwas verschoben aber trotzdem eingehalten.

Es läßt sich vermuten, daß die Tiere nicht die gesamte Nacht unterwegs sind, sondern in erster Linie abends und morgens.

XI. Vergleich des Verhaltens der Unpaarhufer

Abschließend will ich das Verhalten der Tapire mit dem bis jetzt bekannten Verhalten der Nashörner und Equiden vergleichend betrachten. Der Vergleich kann leider nicht vollständig sein, da bei den Equiden bis jetzt nur die wenigsten Arten genau untersucht worden sind, dasselbe trifft auch für die Nashörner zu. In diesem letzten Kapitel will ich versuchen, das Gemeinsame und Trennende im Verhalten der Perissodactyla zu zeigen und, wenn möglich, eine Erklärung dafür zu geben.

Bei den Bewegungsweisen Schritt - Trab - Galopp sind Unterschiede vorhanden, die auf die verschiedene Größe, das unterschiedliche Gewicht und die andersartigen Körperproportionen der einzelnen Vertreter der Unpaarhufer zurückzuführen sind.

Das Aufstehen und Niedertun erfolgt bei allen Perissodactyla im Prinzip auf die gleiche Art und Weise: beim Aufstehen erheben sich die Tiere zuerst vorn und dann folgt die Hinterhand, beim Niedertun ist es gerade umgekehrt. In der Ausführung des Niedertuns gibt es Unterschiede, die auch wieder durch die Körperproportionen gegeben sind. Der Amerikanische Tapir legt sich als einziger Vertreter der adulten Unpaarhufer so nieder, daß die Hinterbeine rechts und links vom Rumpf dem Boden aufliegen. Auf dieselbe Art legen sich auch die Jungtiere beider Tapirarten nieder. Die übrigen Unpaarhufer, einschließlich des adulten Schabrackentapirs, lassen sich so nieder, daß der Körper auf einem Hinterbein liegt, das beim Niedertun unter den Körper geschoben wird. Die Hinterbeine zeigen dann auf eine Seite (s. S. 72 ff.).

Ein sehr auffälliges Merkmal des Tapirs ist der sehr bewegliche Rüssel, der der Nahrungsaufnahme und einer gewissen taktilen Orientierung dient. Innerhalb der Unpaarhufer läßt sich beobachten, daß alle Tiere, die sich hauptsächlich von Blättern und Zweigen ernähren, eine sehr bewegliche und verlängerte Oberlippe haben, während die Grasfresser unter den Perissodactyla keine derartig ausgebildete Oberlippe besitzen. So haben z. B. das Spitzmaulnashorn und die asiatischen Nashörner, mit Ausnahme des Indischen Panzernashorns, eine fingerförmig ausgebildete Oberlippe, während dem Afrikanischen Breitmaulnashorn der Fortsatz an der Oberlippe fehlt. Die Equiden haben als Grasfresser ebenfalls keine verlängerte Oberlippe. Bei den Zebras läßt sich die bewegliche

Oberlippe teilweise noch feststellen, vor allen Dingen deren tapirartige Innervierung (s. S. 77).

Der Kot wird von Tapiren und Nashörnern in einem „Kot-Zeremoniell" abgesetzt; vor und nach dem Koten wird alternierend mit den Hinterbeinen gescharrt. Bei den Equiden ist derartiges nicht ausgebildet. Bei den Tapiren wird aber damit keine Reviermarkierung vorgenommen. Bei den Rhinocerotidae markieren auf diese Weise wahrscheinlich *Rhinoceros unicornis* und *Diceros bicornis*, bei den anderen Nashornarten ist die Sachlage noch ungeklärt. Bei den echten Pferden nimmt der Hengst eine Reviermarkierung mit Kot vor. Dabei scharrt er vor dem Koten mehrmals mit einem Vorderbein (s. S. 80 f.).

Der Tapir markiert mit Harn, den er an den Markierungsstellen verspritzt. Das Weibchen beobachtete ich nicht beim Markieren. Die Nashörner markieren, soweit bekannt, ebenfalls mit Harn. Auch von den echten Pferden ist derartiges bekannt. Beobachtungen über ähnliches Verhalten bei Zebras und Eseln liegen nicht vor (s. S. 82).

Das Flehmen ist allen Unpaarhufern gemeinsam. Die Tapirmännchen flehmen häufiger und intensiver als die Weibchen. Nur bei den Tapiren konnte ich dagegen eine dem Flehmen ähnliche Mimik beobachten. Ich sah sie vor allen Dingen immer dann, wenn die Tapirmütter ihre Jungen ableckten, an Futterresten oder an den Gittern anderer Tierarten rüsselten (s. S. 84 ff.).

Das Komfortverhalten der Tapire ähnelt weitgehend dem der anderen Unpaarhufer. Die verschiedenen Bewegungen sind aber entsprechend den Körperproportionen abgeändert oder reduziert. So scheuern sich die Tapire an Gegenständen; es ist ihnen aber nicht möglich, sich den Kopf an einem Vorderbein zu reiben, wie ich es beim Spitzmaulnashorn gesehen habe und wie es bei den Equiden üblich ist. Kratzbewegungen werden von allen Unpaarhufern mit den Hinterbeinen ausgeführt. Während aber die Equiden und das Spitzmaulnashorn dabei auch die Kopfpartie bekratzen können, ist das den Tapiren auf Grund ihres relativ kurzen Halses nicht möglich. Ein weiteres Komfortverhalten ist das Knabbern. Ein „Sich-selbst-Beknabbern" — bei den Equiden sehr verbreitet — findet sich ebenfalls nicht beim Tapir und dürfte auch beim Nashorn nicht vorkommen, da der kurze Hals ein Rückwärtsbiegen nicht erlaubt. Ein Beknabbern der Artgenossen konnte ich verein-

zelt beim Tapir beobachten. In einem Fall beknabberte die Tapirmutter ihr Junges; es dient hier der Fellreinigung. Ein regelmäßiges gegenseitiges Beknabbern im Sinne der sozialen Hautpflege, wie es sehr ausgeprägt bei Equiden zu beobachten ist, fällt bei den solitär lebenden Tapiren weg. Beim Nashorn konnte ich nicht beobachten, daß sich die Tiere gegenseitig oder am Körper beknabberten. Es dürften hier dieselben Gründe wie beim Tapir vorliegen; regelmäßig beleckten dagegen die Tapirmütter ihre Neugeborenen. Es dient der Fellreinigung und wirkt gleichzeitig als Massage auf das Jungtier. Vereinzelt beleckte auch ein adultes Tier einen Artgenossen. Sich-selbst-Belecken konnte ich auch mehrmals feststellen. Das Indische Panzernashorn beleckt ebenfalls das Jungtier nach der Geburt. Die Equiden dagegen belecken Artgenossen oder eigene Körperteile nicht. Treten und stampfen mit den Hinter- und Vorderbeinen zur Abwehr von Insekten findet sich bei allen Unpaarhufern, am ausgeprägtesten bei den Equiden. Die Länge der Extremitäten erlaubt es ihnen, sich auf diese Weise gegen Feinde und Insekten zu wehren. Scharren mit den Hinterbeinen beim „Kot-Zeremoniell" läßt sich wiederum nur bei den Tapiren und Nashörnern beobachten. Scharren mit einem Vorderbein kann man dagegen bei den Equiden beobachten, hier hat es einen Drohcharakter. Hautzuckungen zur Abwehr eines Reizes finden sich regelmäßig bei den Pferdeartigen und sind hier sehr gut ausgebildet. Die jungen Tapire beantworten noch häufig einen Reiz auf der Haut mit Muskelzuckungen; adulte Tiere zeigen Zuckungen aber nur noch ganz vereinzelt bei sehr massiver Reizung; die dicke Schwarte der erwachsenen Tiere ist für leichte Reize unempfindlich. Bei den Nashörnern habe ich derartiges nicht beobachtet, es dürfte das mit der Dicke der Haut zusammenhängen. Schütteln als Antwort auf einen Hautreiz ist bei allen Unpaarhufern mit Ausnahme der Nashörner weit verbreitet. Suhlen und Wälzen läßt sich ebenfalls bei allen Perissodactyla beobachten. In der Ausführung der Bewegungsweise findet sich aber folgender Unterschied. Adulte Tapire und Nashörner wälzen sich nicht von einer Seite über den R ü c k e n auf die andere, sondern begeben sich wieder in Ruhelage, um sich dann auf die andere Seite zu legen. Junge Tapire dagegen können sich aber sehr wohl über den Rücken auf die andere Seite wälzen. Auf dieselbe Art führen auch die Equiden die Bewegung aus. Die relative Kurzbeinigkeit der Tapire und der Nashörner und ihr Gewicht erlaubt es ihnen nicht, sich so zu bewegen. Bei den Jungtieren ist

es zunächst aber auf Grund ihres leichteren Gewichtes noch möglich. Das Komfortverhalten ist bei Tapiren und Nashörnern wesentlich geringer ausgebildet als bei den Pferdeartigen. Die stärkere Haut, das häufige Suhlen und die Lebensweise im Dschungel oder dichtem Unterholz, wo die Zweige eine „passive" Hautpflege durchführen, dürften der Grund dafür sein. Außerdem erlaubt die andersartige Proportion des Körpers und der Extremitäten bestimmte Bewegungsweisen nicht.

Die Tapire und die Nashörner als solitär lebende Unpaarhufer weisen gegenüber den sozial lebenden Equiden eine entsprechend geringere Ausbildung s o z i a l e r Verhaltensweisen vor. Eine Drohgeste konnte ich beim Tapir feststellen, sie wurde aber nur sehr selten gezeigt. Wie bei den Equiden besteht sie in einem allmählichen Hochziehen der Ober- und Herabziehen der Unterlippen bei geöffnetem Maul, so daß die Eckzähne sichtbar werden. Im höchsten Punkt der Erregung erfolgt der Zubiß. Bei Nashörnern konnte ich derartiges nicht beobachten, es ist aber zu vermuten, daß sie auch eine ähnliche Verhaltensweise haben. Die kontrastreich gezeichneten Ohren der Tapire haben einen optischen Signalwert. Bei Annäherung an ein Objekt oder an einen Artgenossen werden sie nach vorn gestellt, bei Wut oder wenn der Tapir von einem anderen berüsselt wird, werden die Ohren nach hinten genommen. Beim Nashorn läßt sich ähnliches feststellen. Das Ohrenspiel bei den Pferdeartigen ist aber wesentlich stärker ausgeprägt. Als sich weitgehend optisch orientierende und in einem sozialen Verband lebende Tiere haben sie eine Vielzahl von Ohrenstellungen entwickelt.

Der Mangel an sozialen Verhaltensweisen gegenüber den Equiden verwundert nicht sonderlich. Außer in der Paarungszeit leben die adulten Tapire immer getrennt. Auch die Nashörner werden in der Regel allein angetroffen. Eine Ausnahme soll das Breitmaulnashorn bilden. In der Gefangenschaft werden aber die Tapire und Nashörner in der Regel zu mehreren in einem Gehege gehalten. Ernsthafte Auseinandersetzungen, außer in der Brunft, habe ich nie beobachten können; eine Rangordnung ließ sich in keinem Fall feststellen. Hin und wieder kam es zu Bewegungsabläufen im Komfortverhalten, die an eine soziale Hautpflege erinnern, und zur Überwindung der Individualdistanz dienen.

Beim P a a r u n g s v e r h a l t e n lassen sich bei den Unpaarhufern viele Gemeinsamkeiten feststellen (s. Tab. 6). Der Paarung

geht ein mehr oder weniger heftiges Treiben der Weibchen durch die Männchen voraus. Beim Indischen Panzernashorn und beim Schabrackentapir wird anfangs auch das Männchen vom Weibchen getrieben, erst während des Höhepunktes der Brunft treibt dann nur noch das Männchen. Bei den Pferdeartigen sind die echten Pferde und die Bergzebras eine Ausnahme, hier treiben die Hengste überhaupt nicht oder nur sehr wenig. Während des Treibens kommt es beim Nashorn und dem Tapir zu Beißereien unter den Geschlechtern. Das Treiben wird beim Tapir eingeleitet, bzw. nach einer Unterbrechung weitergeführt, indem die Tiere parallel entgegengesetzt nebeneinander in der sogenannten „Kopf-zu-After-Stellung" stehen und sich gegenseitig am Genitale beriechen. In der selben Art nehmen auch die Panzernashörner Aufstellung. Die Tiere kommen dabei von vorn aufeinander zu. Über die „Kopf-zu-After-Stellung" bei Equiden ist nichts bekannt. In einem Fall nahmen zwei Böhm-Zebras nach naso-nasaler Kontrolle diese Stellung ein. Aus dieser Stellung heraus entwickelt sich das „Karussell" beim Tapir (S. 103). Solches Verhalten bei der Paarung kommt nur bei den Tapiren vor. Derselbe Bewegungsablauf läßt sich aber beim Kampf der Hengste unter den Pferdeartigen beobachten. Die Tapire zeigen also noch den primitivsten Typ der Paarung unter den Unpaarhufern. Der Paarung geht die körperliche Unterwerfung des Weibchens voraus. Bei den Eseln, Halbeseln und dem Grevy-Zebra beißt der Hengst ebenfalls während des Treibens die Stute, aber in die Schulter und den Mähnenkamm.

Sehr häufig findet sich beim Tapir vor dem Treiben das sogenannte „Tanzen". Unter Kopfhochreißen und -schwenken und Anheben der Vorderbeine springt das Männchen, aber auch vereinzelt das Weibchen, vor dem Partner und animiert zur Jagd. Beim Treiben vor der Paarung konnte ich das nicht beobachten. Auch bei den anderen Unpaarhufern läßt sich derartiges nicht feststellen. Es stellt dies eine Übersprunghandlung dar.

Während des Treibens wird beim Tapir und auch bei den Nashörnern in beiden Geschlechtern H a r n v e r s p r i t z t.

Nach dem beendeten Treiben kommt es in der Hochbrunst zum Deckakt. Vor der Paarung legt das Männchen seinen Kopf auf die Kruppe des Weibchens, ein Verhalten, das bei allen Unpaarhufern zu beobachten ist. Während der Kopula tritt das Weibchen mehrere Schritte rückwärts und schiebt sich dadurch noch weiter

unter das Männchen. Auch beim Panzernashorn und beim Böhm-Zebra läßt sich dasselbe feststellen.

Das Rossigkeitsgesicht, eine Mimik, die allen sozialen Unpaarhufern, außer den echten Pferden, eigen ist, findet sich weder beim Nashorn noch beim Tapir. Es wird daher das Rossigkeitsgesicht, das vollständig der Drohmimik gleicht, nicht vom Kampf solitär lebender Equidenvorfahren hergeleitet, sondern angenommen, daß erst im Moment der Bildung sozialer Verbände das Drohgesicht in den Paarungsablauf hineingenommen wurde, um eine Störung des Deckaktes durch Artgenossen zu verhindern

Tabelle 6

Vergleich des bekannten Paarungsverhalten einiger Unpaarhufer

	T. indicus	*R. unicornis*	*D. bicornis*	*E. quagga böhmi*	*E. caballus*
Treiben	+	+	+	+	−
Kopf-zu-After-stellung	+	+	−	−	−
Karussell	+!	−	−	−	−
Kopf auf Kruppe	+	+	+	+	+
Rückwärtsrichten	+	+	+	+	−
Harn verspritzen	+	+	+	−	−
Rossigkeits-gesicht	−	−	−	+!	−

(s. S. 109 f.). Betrachtet man das Paarungsverhalten der Unpaarhufer wie es in Tab. 6 aufgezeichnet ist, so läßt sich folgendes feststellen.

Das Paarungsverhalten der solitär lebenden Perissodactyla ist bei weitem komponentenreicher als das der sozial lebenden Tiere. Die Pferdeartigen weisen etliche Komponenten weniger auf. Nur beim Schabrackentapir findet sich das „Karussell"; die kämpferische Auseinandersetzung der Geschlechter vor der Paarung ist hier noch erhalten geblieben. Die sozialen Unpaarhufer haben, mit Ausnahme der echten Pferde, das Rossigkeitsgesicht als zusätzliches Element in ihr Paarungsverhalten aufgenommen.

Als eine mögliche Erklärung für diese Tatsachen bietet sich u. U. folgendes an. Bei den Pferdeartigen stehen die Hengste entweder direkt in der Herde oder dicht dabei. Wird eine Stute rossig, so ist in jedem Fall ein Hengst in der Nähe. Die solitären Tapire

und Nashörner treffen sich dagegen mehr „zufällig". Das komponentenreiche Paarungsverhalten könnte nun möglicherweise die sexuelle Bereitschaft des Weibchens stimulieren. Von einigen Vogelarten ist bekannt, daß die Weibchen erst durch die Balzhandlungen der Männchen zur Gonadenreifung angeregt werden.

4 Geburten bei *T. terrestris* konnte ich beobachten. Die Geburt erfolgt in der Regel im Stehen. Vom Panzernashorn wird eine Geburt im Stehen und eine im Liegen beschrieben. Die Geburt der Equiden erfolgt ebenfalls in der Regel im Stehen. Der Tapir und auch das Panzernashorn nehmen zur Geburt die typische Kotstellung ein. Bei beiden Tierarten wird beobachtet, daß sie sich kurz vor der Geburt an den Kotplatz begeben und die Scharrbewegungen ausführen. Die Geburt erfolgt beim Tapir in Kopfendlage, wie es allen Unpaarhufern gemeinsam ist.

Der Tapir säugt das Junge in der Regel im Liegen. Er bildet damit eine Ausnahme unter den Perissodactyla. Die relativ kurzen Beine erlauben es dem Tapir nicht, sein Junges im Stehen zu säugen. Ein junger Schabrackentapir zeigte in den ersten Tagen eine Abweichung, indem er stehend oder sitzend an der stehenden Mutter saugte.

Milchtritt oder Stoßen mit dem Kopf in das Euter kommt bei den Tapiren nicht vor. Auch das Nashornjunge und Equidenfohlen zeigen kein derartiges Verhalten. Die Unpaarhufer unterscheiden sich darin also von den Paarhufern.

Das Spiel der jungen Tapire ähnelt weitgehend den Rennspielen des jungen Panzernashorns und dem der Equidenfohlen. Mehrmals animierte der junge Tapir seine Mutter zum Mitlaufen, aber ohne Erfolg.

Das gesamte Verhalten der Unpaarhufer, die hier verglichen worden sind, zeigt eine auffallende Ähnlichkeit. Die Unterschiede, die sich zeigen, kann man auf zwei Faktoren zurückführen. Die solitäre und die soziale Lebensweise der verschiedenen Unpaarhufer führt zu Unterschieden in ihrem Verhalten. Ein nicht geringer Anteil der Unterschiede zwischen den Tapiren und den übrigen Perissodactyla beruht aber auch auf der morphologisch-anatomisch begründeten Unmöglichkeit, bestimmte Verhaltensweisen überhaupt auszuführen. Das ließ sich besonders deutlich beim Komfortverhalten zeigen. Oftmals beruhen also Unterschiede im Verhalten nicht so sehr auf ererbten Unterschieden im zentralerregenden

Mechanismus als auf unterschiedlichen morphologischen und anatomischen Bau der jeweiligen Tierart.

XII. Visuelles Lernvermögen bei *Tapirus indicus*

Nach einer von Rensch (1948, 1952, 1958, 1960) entwickelten Arbeitshypothese sind Lernkapazität, Erinnerungsdauer und evtl. auch Transpositionsvermögen mit dem absoluten Gehirngewicht gekoppelt. Bei verwandten Tierarten weist diejenige mit dem absoluten größeren Gehirngewicht die besseren Leistungen auf. An Tieren in der verschiedensten systematischen Stellung ist diese Hypothese nachgeprüft worden.

Rensch (1952) untersuchte das Problem an Zahnkarpfen verschiedener Größe, Saxena (1960) an Forellen. Versuche an Leguanen (Rensch und Adrian-Hinsberg 1963) bestätigten ebenfalls die Renschsche Ansicht. Untersuchungen an Haushuhnrassen verschiedener Größe (Altevogt 1952) und an einem Emu (Neumann 1962) führten zu dem gleichen Ergebnis. Neumann (1961) prüfte primitive Säuger auf ihr visuelles Lernvermögen. Der Autor stellte auch hier fest, daß mit zunehmender Gehirngröße das Lernvermögen steigt. Ratten und Mäuse wurden von v. Boxberger (1952) und Reetz (1958) untersucht. Wisley und Klopfer (1962) unterzogen Schweine einer Prüfung ihres visuellen Unterscheidungsvermögens, aber nicht unter Bezugnahme auf die Hypothese von Rensch. Von 18 Versuchstieren waren nur 3 in der Lage, eine schwarze Tafel von einer weißen zu unterscheiden; die Lernkapazität wurde nicht geprüft.

Erwartungsgemäß zeigte ein Indischer Elefant mit dem absolut größten Gehirngewicht eines Landsäugers besonders gute Leistungen sowohl auf visuellem (Rensch und Altevogt 1953, 1955) als auch auf akustischem Gebiet (Rensch und Altevogt 1954, Reinert 1957). Giebel (1958) prüfte Unpaarhufer auf ihre visuelle Lernfähigkeit. Überraschenderweise zeigte ein Pferd das gleiche Leistungsniveau wie der Elefant, während Zebra und Esel mit ihrem Lernvermögen unter dem des Pferdes blieben.

Es schien mir daher interessant, die visuelle Lernkapazität des Tapirs zu untersuchen, der in nächster Verwandtschaft zu den geprüften Unpaarhufern steht und somit eine bessere Vergleichsmöglichkeit als der Elefant bietet.

Versuchstier und Methode

Für die Versuche stand mir ein siebenjähriges Schabrackentapir-Männchen zur Verfügung; es war sehr neugierig und gutwillig, was mir die Arbeit wesentlich erleichtert hat.

Für die Dressur habe ich eine Zweifachwahlapparatur verwendet, ähnlich wie sie auch Giebel benutzte. Die Kästen hatten die Maße 30 × 30 × 10 cm; sie wurden mit einer Platte abgedeckt, die an der Vorderseite 3.5 cm überstand. Damit sollte dem Tapir das Abschieben erleichtert werden; bei den Versuchen stellte es sich aber heraus, daß diese Hilfe gar nicht notwendig war. Auf die Deckel wurden drei Latten so am Rand befestigt, daß ich die Zeichentafeln einschieben konnte. Diese Merkmale waren aus schwarzem und weißem Papier gearbeitet und hatten eine Größe von 30.8 × 32 cm; eine Kunststoffolie schützte die Tafeln vor Verschmutzung. Während der Versuche wurde der Deckel regelmäßig

Abb. 27: Männlicher Schabrackentapir in Nürnberg beim Wahlversuch

mit einem feuchten Schwamm abgewischt. Die beiden Versuchskästen wurden nicht fest miteinander verbunden, sie standen ca. 30 cm auseinander und wurden durch einen Keil in eine leichte Schräglage gebracht, was die Aufsicht von vorn wesentlich erleichterte (Abb. 27).

Da sich das Versuchstier sehr leicht ablenken ließ, führte ich die Dressur immer im Stall durch. Aus zootechnischen Gründen mußte ich den Stall während der Versuchszeit leider mehrmals

wechseln. Ich habe die Versuche immer so durchgeführt, daß der Tapir in einem anderen Raum stand, während ich an der Apparatur hantierte; auf diese Weise konnte er mich nicht beobachten; eine unbewußte Zeichengebung war dadurch nicht möglich. Zur Wahl wurde das Tier so in den Versuchsstall geführt, daß es in gerader Richtung auf die Kästen zugehen konnte.

Die Versuche wurden jeweils vor der Fütterung durchgeführt, vormittags oder nachmittags, bei besonders günstigen Bedingungen auch zweimal am Tag. Die Versuchszeit wurde nie über 2 bis 2 $^1/_2$ Stunden ausgedehnt; die Anzahl der Versuche in einer solchen Periode war recht unterschiedlich, sie schwankte zwischen 30 und 80 Versuchen. Die Dressurwilligkeit war sehr von der jeweiligen Stimmungslage des Tieres abhängig. An manchen Tagen mußte ich die Versuche bereits nach 10 oder sogar weniger Versuchen abbrechen, da das Tier auch mit Gewalt nicht mehr an die Wahlkästen zu bringen war. Die Ursachen dieser Unwilligkeit waren sehr verschiedener Natur; einen Einfluß des Wetters, wie es Giebel (1958) bei dem Esel feststellte, konnte ich nicht bemerken. Gegen Ende einer Versuchsreihe wurde das Tier häufig wahlmüde, d. h. es zeigte wenig Neigung in den Versuchsraum zu gehen, rüsselte im Vorraum umher, scheuerte sich im Übersprung (s. S. 83) oder machte sogar Anstalten, sich niederzutun. Bemühte ich mich, das Tier in diesem Zustand dennoch an die Wahlapparatur heranzubringen, wurde ich u. U. attackiert; ging der Tapir dann doch an die Kästen, so schob er einen beliebigen Deckel herunter und suchte nicht einmal nach dem Köder. Öfter legte er sich auch neben die Kästen ohne zu wählen. Selbst nach einstündiger Pause war er manchmal nicht mehr zu bewegen, wieder zu arbeiten. Ähnliches berichtet auch Giebel (1958) von seinen Versuchstieren. Bei der Andressur eines neuen Merkmalpaares, aber besonders bei den ersten Zeichenpaaren, und später bei den komplizierteren Aufgaben, konnte ich eine Dressurneurose feststellen. Das Versuchstier lief oder galoppierte sogar aufgeregt hin und her, pfiff dabei laut und durchdringend, spritzte sehr stark mit Harn und setzte häufig auch verhältnismäßig dünnen Kot ab. Auch Giebel (1958) machte dieselben Beobachtungen, im besonderen Maße an seinem Zebrahengst.

Wurde der Tapir nach einer Falschwahl gestraft, sei es durch einen Gertenschlag oder durch Schimpfen, so zeigten sich oftmals auch Anzeichen einer Dressurneurose, zumindest war das Tier für

die nächsten Wahlversuche untauglich. Ähnliche Feststellungen machten alle Autoren, die sich in dieser oder ähnlicher Weise mit Tieren beschäftigt haben.

Eine erhöhte Arbeitswilligkeit bemerkte ich bei einem Versuchstier, wenn ich nach längerer Zeit wieder mit einer Versuchsserie begann. Innerhalb zweier Tage hatte das Tier gelernt, die Deckel von den Kästen zu schieben und den Köder herauszunehmen.

Vor der Andressur eines Merkmalpaares versuchte ich festzustellen, ob eine spontane Bevorzugung eines Zeichens vorlag; wenn ja, wurde es als Negativzeichen verwendet. Bei diesen Vorversuchen beköderte ich beide Kästen wie es Seitz (1951) und auch Giebel (1958) getan haben, im Gegensatz zu Rensch und Altevogt (1953, 1955). Ebenfalls wie es auch Rensch und Altevogt (1953) und Giebel (1958) taten, unterstützte ich die Andressur akustisch; mit „braav" und u. U. streicheln lobte ich das Tier für eine richtige Wahl; mit einem scharfen „aus!" und gegebenenfalls mit einem Gertenschlag wurde es getadelt. Der Tapir lernte sehr bald die Bedeutung des „aus!", so daß ich durch Zuruf während der Andressur ihn daran hindern konnte, den bereits angerührten Deckel abzuschieben; er wendete sich dann entschlossen dem Positivdeckel zu. Mit „aus!" konnte ich das Tier auch veranlassen, den Versuchsraum zu verlassen.

Eine weitere eigene Andressur, wie sie auch Seitz (1951) von seinem Skudden beschreibt, bemerkte ich auch bei meinem Versuchstier; nach erfolgter Wahl, auch wenn sie negativ ausgefallen war, wendete sich der Tapir von den Kästen ab und verließ den Versuchsraum.

Die Seitenstetigkeit erschwerte die Andressur eines neuen Merkmales oftmals sehr. Durch häufiges Darbieten des Negativzeichens auf der bevorzugten Seite versuchte ich die Stetigkeit zu „brechen", (vgl. auch Rensch und Altevogt 1953, 1955, Reetz 1958 u. a.).

Während der Testversuche, die durchgeführt wurden, um zu prüfen, ob das Tier das Merkmalspaar statistisch gesichert beherrscht, wurden beide Kästen beködert, um eine etwaige olfaktorische Orientierung auszuschalten. Der Tapir pflegte in der Regel von rechts nach links den Deckel seitwärts herunterzuschieben. Entsprechend legte ich den Köder in die linke untere Ecke, so daß

der Köder auch nicht sichtbar war, wenn das Tier den Deckel zu $^2/_3$ abgeschoben hatte. Jede Beeinflussung des Tieres während dieser Versuche unterblieb. Ich stand immer hinter dem Tier, teilweise überhaupt nicht im Versuchsraum, sondern schaute erst nach dem Ergebnis der Wahl, wenn ich den Kastendeckel auf den Boden fallen hörte.

Die Versuche wurden mit vorherbestimmten Seitenwechsel der Merkmale nach Gellermann (1933) durchgeführt. Ein Merkmalspaar wurde als erlernt betrachtet, wenn es in einer Testreihe von 30 Versuchen 79 % und mehr richtige Wahlen aufwies (vgl. Koller, Tafel 3).

Die Versuche und Dressuren führte ich in mehreren Abschnitten durch (21. 3.—10. 4. 1963, 10. 7.—7. 8. 1963, 7. 10.—8. 11. 1963 und 5. 3.—16. 7. 1964).

Versuchsergebnisse

Einzelaufgaben

Als Merkmale verwendete ich die Muster, die Rensch und Altevogt (1953, 1955) ihrem Elefanten und Giebel (1958) seinen Einhufern vorgelegt haben. Farbige Tafeln verwendete ich nicht. Im einzelnen waren es folgende Merkmalspaare (in der Reihenfolge der Dressur), an erster Stelle immer das positive Zeichen (Abb. 28).

1. schwarzes Kreuz (Balkenlänge 20 cm, Breite 4 cm) gegen schwarze Kreisfläche (Durchmesser 20 cm)

2. zwei schwarze Kreisflächen (Durchmesser 8 cm) in der Diagonale („Zweipunkt") gegen eine Scheibe, die in ein schwarzes und ein weißes rechtwinkliges Dreieck geteilt ist und deren Trennlinie auf der anderen Diagonale liegt („Schrägeck")

3. schwarzer waagerechter Balken (Länge 8 cm, Breite 4 cm) gegen senkrechte Schlangenlinie mit zwei Windungen (4 cm breit und 24 cm lang)

4. sechs schwarze Kreisflächen (Durchmesser 8 cm) in zwei Reihen untereinander („Sechspunkt") gegen ein gleichseitiges Dreieck (Seitenlänge 14 cm)

5. zwei weiße und zwei schwarze Flächen schachbrettartig auf dem Deckel verteilt („Schachbrett") gegen eine weiße Kreisfläche (Durchmesser 10 cm) auf schwarzem Grund („Weißpunkt")

6. auf der Spitze stehendes Rechteck (Seitenlänge 15 cm) („Raute“) gegen nach links offenen Winkel (Streifenbreite 4 cm mit schwarzem Punkt Durchmesser 8 cm) auf der Winkelhalbierenden („Auge“)

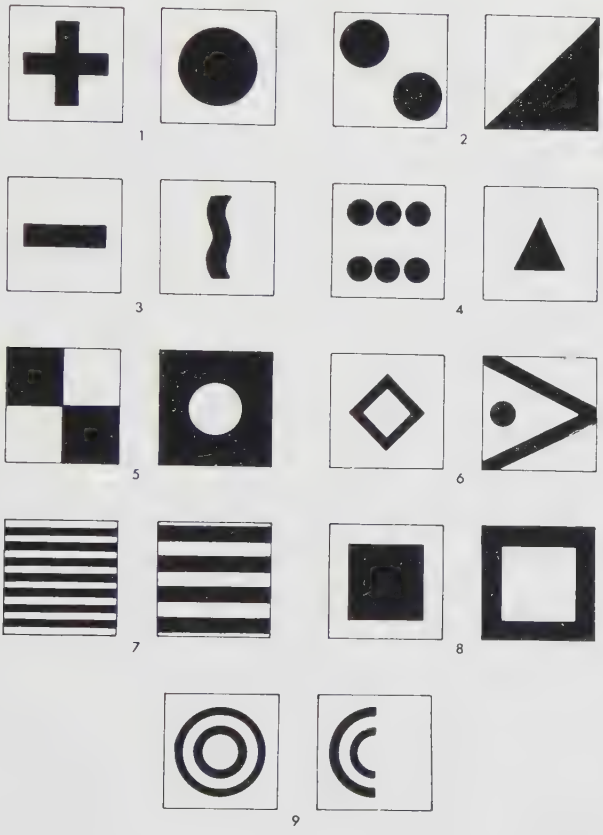


Abb. 28: Die Merkmalspaare in der Reihenfolge der Andressur

7. sieben schwarze waagerechte Streifen (2 cm breit) („Fein“) gegen vier schwarze waagerechte Streifen (4 cm breit) („Grob“)

8. schwarzes Rechteck (20 × 23 cm) auf weißem Grund („Schwarzquadrat“) gegen weißes Rechteck (20 × 23 cm) auf schwarzem Grund („Weißquadrat“)

9. schwarzer Doppelring, (Streifenbreite 2 cm, äußerer Durchmesser 24 cm) gegen den halbierten Doppelring.

Vergleicht man die Spontantendenzen, die in der Wahl bei den Einhufern und dem Elefanten auftraten, mit denen des Tapirs, so bevorzugten alle Tiere beim Musterpaar 7 das Zeichen „grob"; beim Merkmal 4 wählte nur der Elefant spontan „Sechspunkt". Zebra und Tapir zeigten beim Zeichenpaar 5 die gleiche Neigung für das Zeichen „Weißpunkt", während beim Merkmal 8 „Weißquadrat" vom Elefanten und Tapir allein spontan gewählt wurden.

Die Zeichenpaare 1 bis 3 lassen sich leider nicht vergleichen, da bei den durchgeführten Vorversuchen der Tapir so starke Seitenstetigkeit zeigte, die nicht gebrochen werden konnte, ohne daß ich dabei nicht schon eine Andressur durchgeführt hätte. In diesen Fällen bestimmte ich das Positivzeichen.

Die gleichen Spontantendenzen auf eine in der Stammesverwandtschaft beruhende ähnliche Reaktionsweise zurückzuführen, wie es G i e b e l (1958) tut, halte ich für zu weit gegriffen.

Die Lerngeschwindigkeit bei den einzelnen Mustern war sehr verschieden. Sie richtete sich nach der unterschiedlich schwierigen Strukturierung des Merkmalspaares; erschwerend wirkte sich außerdem aus, wenn bereits Zeichen gelernt waren, die eine ähnliche Struktur aufwiesen (vgl. G i e b e l 1958). Die Musterpaare 1 bis 6 weisen jeweils deutliche Strukturunterschiede auf, während Musterpaar 7 und 8 sich jeweils nur in der Quantität der schwarz-weiß Anteile unterscheiden (vgl. Abb. 28).

So wurden die Merkmalspaare 1, 2, 3, 4, 5 und 7 sehr schnell gelernt, während die Zeichenpaare 6 und 8 dem Tapir weit größere Schwierigkeiten bereiteten. Vergleicht man die Anzahl der Versuche und der Tage, die beim Tapir zum Erlernen eines Musterpaares erforderlich waren, mit denen der G i e b e l schen Versuchstiere, so zeigt es sich, daß bei den Mustern 1, 2, 5, 6 und 7 der Tapir mit einer zum Teil wesentlich geringeren Versuchszahl auskam; bei Merkmal 3 lernten Pferd und Esel schneller, bei 4 nur das Pferd, während Zeichenpaar 8 dem Tapir die größten Schwierigkeiten bereitete (vgl. Tab. 7). Im Durchschnitt benötigte der Tapir 73,5 Versuche. bis er ein Musterpaar erlernt hatte. Der Elefant lernte 1 Merkmalspaar in 122,5 Versuchen, das Pferd benötigte 120,2 Versuche, der Esel 112,3 Versuche und das Zebra 143,8 Versuche.

Das plötzliche „Erfassen" einer Aufgabe, wie es R e n s c h und A l t e v o g t (1953) und G i e b e l (1958) beschreiben, ließ sich bei meinem Versuchstier auch beobachten. Als Beispiel sei die

letzte Lernphase des Merkmals 7 angeführt. (Mit +! werden die Wahlen bewertet, bei denen ich durch Zuruf das Tier unterstützt habe.) +! +! +! — + +! — +! — +! — — — +! — — + — + + + + + + + ...

Tabelle 7

Vergleich der Lerngeschwindigkeit bei Elefant, Pferd, Zebra, Esel und Tapir (n_1 = Anzahl der Versuche, n_2 = Versuchstage)

Muster	Elefant [a]	Pferd	Esel	Zebra	Tapir
I	330	124	220	182	96 n_1
		2	4	6	2 n_2
II	10	216	103	145	5
		5	2	2	1
III	20	55	55	241	87
		1	1	3	2
IV	20	23	69	83	68
		1	2	3	2
V	110	160	113	231	50
		2	2	3	3
VI	220	179	129	191	80
		3	4	4	3
VII	230	183	190	41	37
		2	4	1	2
VIII	40	22	20	37	165
		1	1	2	5

[a] Anzahl der Tage wird nicht angegeben.

Abb. 29 zeigt die Lernkurven für die Merkmalspaare. Fast alle Kurven zeigen nach einer Phase mit starkem Fehleranteil ein plötzliches Ansteigen des positiven Wertes. An diesen Abschnitt schließt sich in der Regel wieder ein Abfallen der Richtigwahlen an. Betrachtet man die Lernkurven der weißen Ratten und Mäuse (v. Boxberger 1952), eines Emus (Neumann 1962) und einiger Forellen (Saxena 1960), so läßt sich das dort ebenfalls feststellen.

Setzte ich während der Anlernphase eines Merkmalspaares einen Tag die Dressur aus, so konnte ich beobachten, daß am darauffolgenden Tag die Dressur erfolgreich zu Ende geführt werden konnte. In der Ruhepause hat sich das Merkmalspaar assoziativ verknüpft (vgl. Rensch und Altevogt 1953).

Zur Frage, ob das Versuchstier beide Zeichen eines Paares lernte oder aber nur das positive oder negative, bzw. ob ein komplexes Lernen vorlag, führte ich folgende Versuche durch. Ich ersetzte das negative oder das positive Zeichen eines Paares durch eine Neutralscheibe, so daß dem Tier immer nur e i n Zeichen

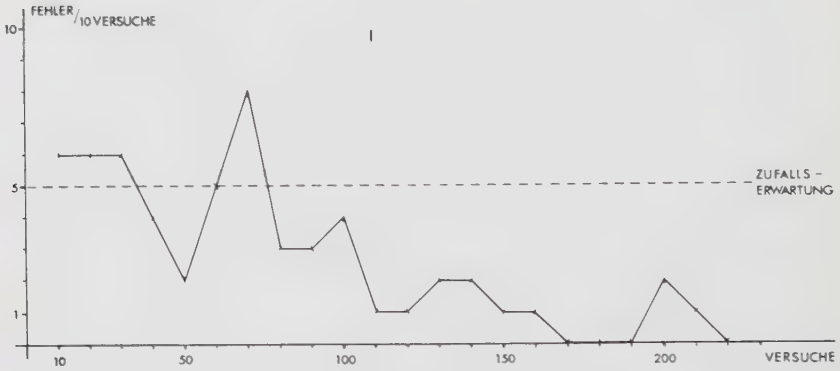
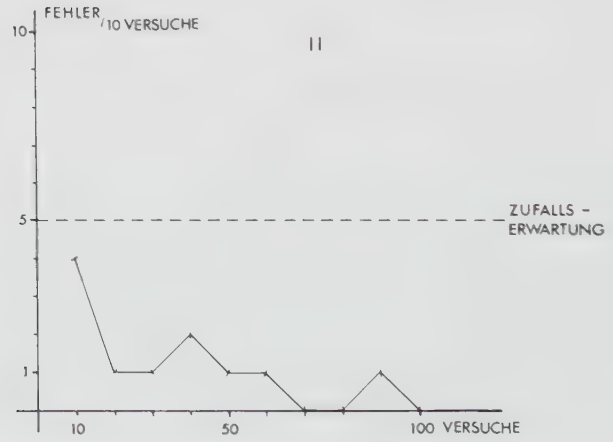
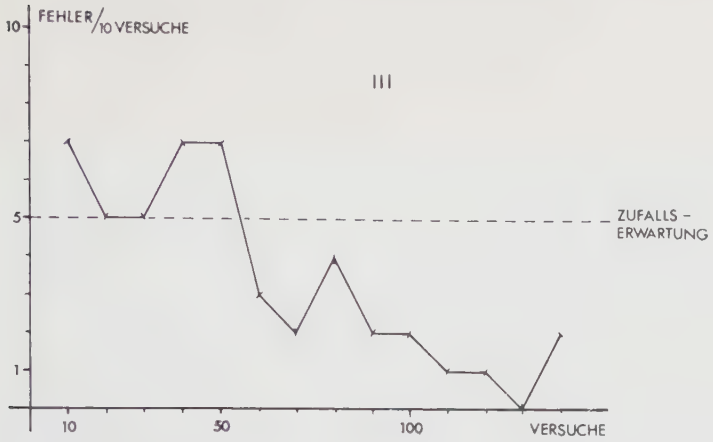
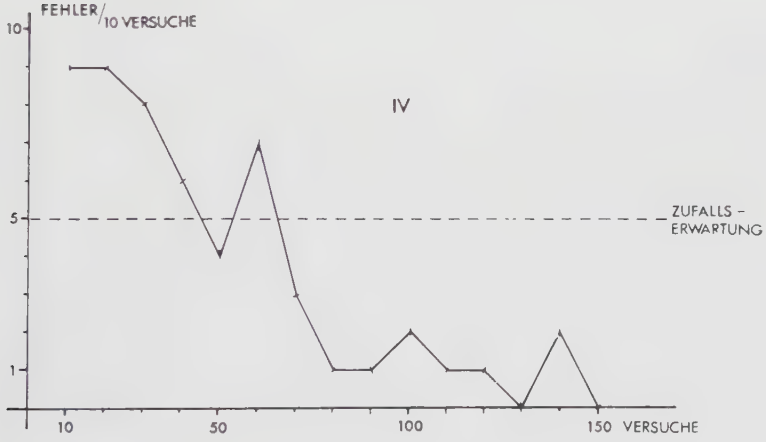


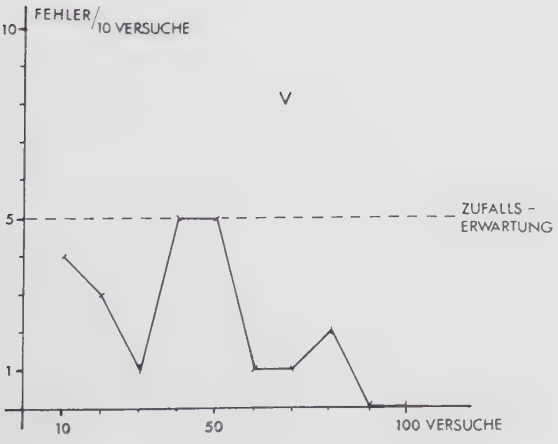
Abb. 29: Lernkurven des Schabrackentapirs für die 9 Merkmalspaare

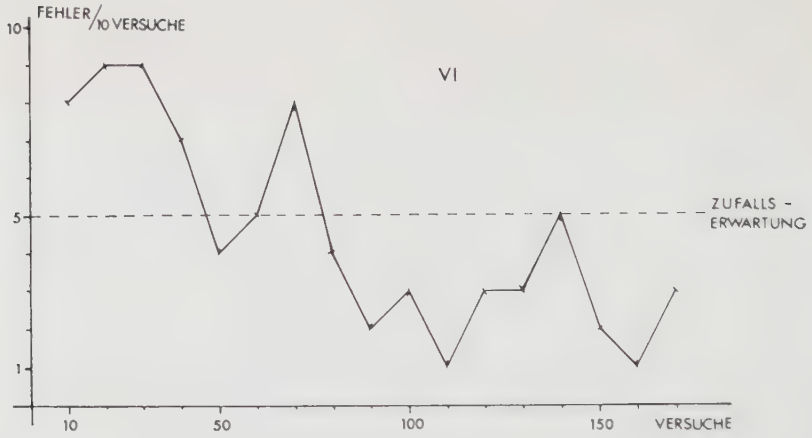


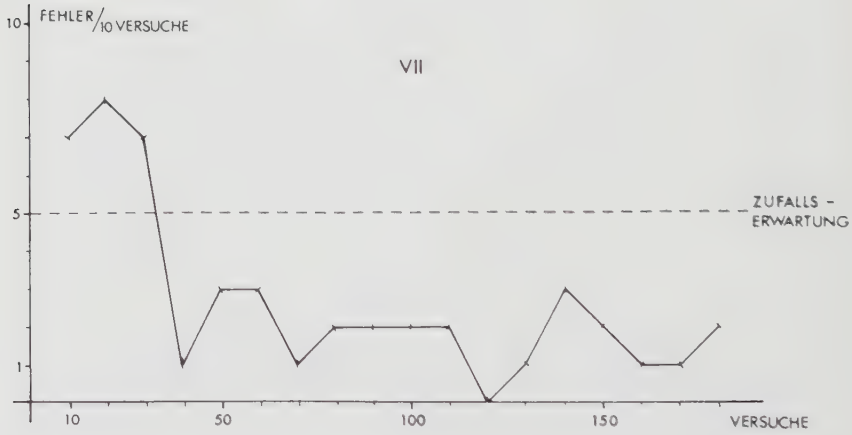
b e k a n n t war. In einer anderen Versuchsreihe kombinierte ich Positiv- und Negativ-Zeichen zweier Paare. Die Versuche ergaben, daß der Tapir sowohl das positive als auch das negative Zeichen eines Paares gelernt hatte; würde er immer nur jeweils ein einzel-

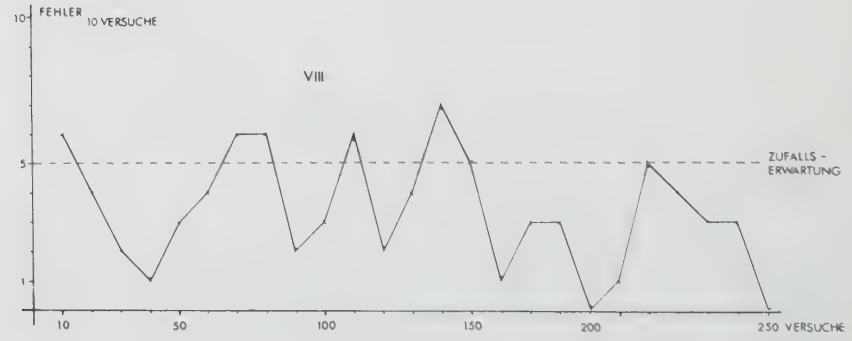

FEHLER/10 VERSUCHE
III
10
5
1
ZUFALLS – ERWARTUNG
10
50
100
VERSUCHE

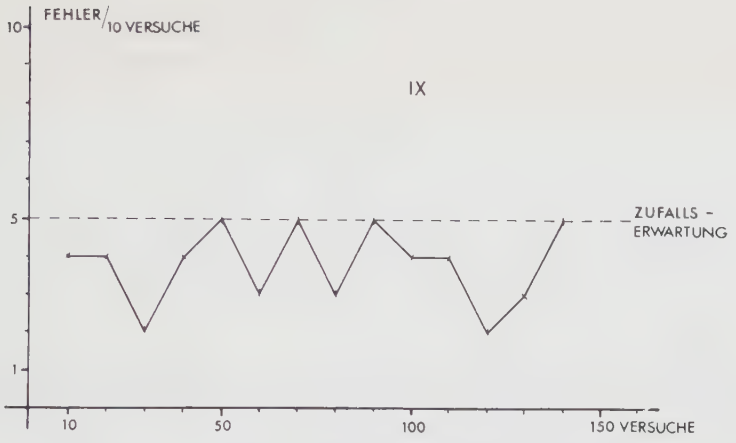

FEHLER/10 VERSUCHE
IV
10
5
1
ZUFALLS – ERWARTUNG
10
50
100
150 VERSUCHE


FEHLER/10 VERSUCHE
V
10
5
1
ZUFALLS – ERWARTUNG
10
50
100 VERSUCHE


FEHLER/10 VERSUCHE
10
5
1
VI
ZUFALLS -
ERWARTUNG
10
50
100
150
VERSUCHE


FEHLER/10 VERSUCHE
10
5
1
VII
ZUFALLS -
ERWARTUNG
10
50
100
150
VERSUCHE


FEHLER 10 VERSUCHE
10
5
1
VIII
ZUFALLS -
ERWARTUNG
10
50
100
150
200
250 VERSUCHE



nes Paar komplex gelernt haben, dann wäre es nicht möglich gewesen, daß er ein kombiniertes Musterpaar richtig beantwortet hätte. In einer weiteren Versuchsreihe bot ich dem Tier jeweils zwei Positivscheiben dar; zunächst wählte das Tier beliebig, um dann mit zunehmender Versuchszahl seitenstetig zu werden.

Der Versuch, dem Tapir das neunte Merkmalspaar anzudressieren, scheiterte. Auch nach mehreren Tagen Pause, in denen ich mit dem Tapir andere Musterpaare wiederholte, zeigten sich keine Anzeichen, daß das neue Musterpaar gelernt worden wäre. In kürzester Zeit stellten sich beim Tier wieder Versuchsneurosen ein. Ich brach daher den Versuch ab, dem Tapir ein neuntes Musterpaar anzulernen.

Mehrfachwahlen

Mit den Mehrfachwahlen sollte festgestellt werden, wieweit das Versuchstier die einzeln gelernten Musterpaare auch nebeneinander beherrscht. Den ersten Versuch dieser Art führte ich am 29. 10. 63 durch. Die erlernten acht Merkmalspaare wurden dem Tapir mit vorherbestimmten Seitenwechsel in beliebiger Reihenfolge dargeboten, die mit Hilfe von vier Würfeln bestimmt wurde. Diese Methode wurde bei späteren Versuchen nicht mehr angewendet, da sich auf diese Weise nicht die gleiche Anzahl der Versuche pro Merkmalspaar bestimmen läßt, was aber zur statistischen Absicherung des Ergebnisses notwendig ist. Die Wahl ergab für 50 Versuche 90 % richtige Wahlen.

Die nächste Testreihe führte ich so durch, daß ich jedes Merkmalspaar 30mal in beliebiger Reihenfolge bot; bei 8 Merkmalspaaren ergab das eine Versuchsreihe mit 240 Versuchen.

Vor dieser Mehrfachwahl wurden die einzelnen Muster nochmals vom 1. 7.—7. 7. 64 nachdressiert; ich gab dem Tier dabei aber keine Hilfen mehr, so daß diese Nachdressuren einem Mehrfachtest auch bereits sehr nahe kamen, zumal ich oft zwei bis drei Musterpaare hintereinander bot. Dabei konnte ich feststellen, daß das Tier die sukzessiv gelernten Zeichen auch beherrschte, wenn sie ihm nebeneinander geboten wurden.

Interessant war dabei festzustellen, daß das Nebeneinander der Musterpaare das Tier in seiner Aufmerksamkeit und Wahlintensität positiv beeinflußte. Entsprechende Beobachtungen machten bei Mehrfachwahlen auch v. Boxberger (1952), Rensch und Altevogt (1953), Reetz (1957), Giebel (1958).

Vom 9. 7.—16. 7. 64 wurde der Tapir nochmals einer Mehrfachwahl aller erlernten Muster unterzogen. Innerhalb von 6 Tagen führte ich 240 Versuche durch; die Anzahl schwankte zwischen 20 und 50 je Tag. Die Merkmalspaare 1 bis 5 beherrschte das Tier völlig sicher; die Zeichen 6 bis 8 lagen dagegen unterhalb der Signifikanzgrenze. Mit 76,6 % waren die Muster 6 und 7 nur wenig unter der Sicherheitsgrenze, während Muster 8 mit 70,0 % abschnitt.

Die Zeichenpaare 6—8 erreichten die Sicherheitsgrenze nicht. Trotzdem läßt sich aber nach der Beurteilung der Gesamtsituation behaupten, daß der Tapir auch die drei letzten Merkmalspaare unterscheiden kann. In der Nachdressur vor der Mehrfachwahl erreichten nämlich alle Muster die Grenze der statistischen Sicherung. Die ungenügenden Leistungen führe ich darauf zurück, daß es sich dabei um die drei zuletzt gelernten Muster handelt. Der Tapir hatte bereits die Nähe seiner Lernkapazität erreicht. Außerdem weisen die Muster 7 und 8 nur quantitative Unterschiede auf.

Gedächtnisprüfung

Da ich leider aus verschiedenen Gründen gezwungen war, die Dressur und die Versuche über längere Zeit zu unterbrechen, benutzte ich die Gelegenheit zu mehrmaligen Gedächtnisprüfungen (Tab. 8).

Tabelle 8

Vergleich des ersten Tests nach der Andressur mit den Ergebnissen der Gedächtnisprüfungen beim Tapir

Muster	Richtige Wahlen nach der Andressur	1. Gedächtnistest	2. Gedächtnistest	3. Gedächtnistest
I	1. 4. 63 93,3 %	9. 7. 63 83,3 %	7. 10. 63 n = 15 93,3 %	5. 3. 64 80,3 %
II	4. 4. 63 96,6 %	10. 7. 63 100 %	7. 10. 63 n = 15 86,6 %	5. 3. 64 n = 20 100 %
III	9. 4. 63 93,3 %	11. 7. 63 n = 10 100 %	7. 10. 63 61,7 %	6. 3. 64 66,6 %
IV	20. 7. 63 90 %	8. 10. 63 n = 20 85 %	6. 3. 64 n = 15 93,3 %	
V	29. 7. 63 90 %	9. 10. 63 90 %	9. 3. 64 n = 20 90 %	
VI	3. 8. 63 80 %	9. 10. 63 60 %	10. 3. 64 86,6 %	
VII	11. 10. 63 83,3 %	11. 3. 64 66,6 %		
VIII	28. 10. 64 80 %	12. 3. 64 66,6 %		

Wo nichts angegeben ist n = 30

bei n = 30 ist Signifikanzgrenze 79 % bei n = 15 ist Signifikanzgrenze 90 %
bei n = 20 ist Signifikanzgrenze 85 % bei n = 10 ist Signifikanzgrenze 99 %

Zum Abschluß einer jeden Versuchsphase wurden dem Tapir die bis dahin gelernten Merkmalspaare zu Wiederholungstests vorgelegt; jegliche Hilfestellungen unterblieben natürlich dabei.

Der erste Erinnerungstest wurde für die Merkmale 1 bis 3 zum ersten Mal nach 93—102 Tagen am 9. 7.—11. 7. 63 durchgeführt. Bei Merkmal 1 sind die ersten 20 Versuche nicht signifikant; die folgenden 30 Versuche absolvierte der Tapir aber mit 100 %. Das Versuchstier hatte sich nach der langen Zeit erst wieder mit der Versuchssituation vertraut machen müssen. Die Merkmale 2 und 3 wurden anschließend dargeboten; beide Testreihen ergaben auf Anhieb 100 % Richtigwahlen.

Die nächste Gedächtnisprüfung führte ich am 7. 10.—9. 10. 63 durch; 67—98 Tage nach der letzten Versuchsperiode. Diesmal wurden dem Tier die Zeichenpaare 1—6 geboten. Das Ergebnis dieser Testreihe war nicht besonders gut. Das Versuchstier beherrschte nur noch die Musterpaare 1, 4 und 5 sicher; das Zeichenpaar 2 lag dicht unterhalb der Signifikanzgrenze, während Muster 3 und 6 völlig verlernt waren. Nach einigen Wiederholungsversuchen lagen aber auch diese Merkmale wieder über der Sicherheitsgrenze. Nach 128—135 Tagen wurde erneut ein Erinnerungstest durchgeführt (5. 3.—12. 3. 64), diesmal bot ich dem Tapir alle bis dahin gelernten 8 Merkmalspaare. Die statistisch gesicherte Grenze erreichten diesmal abermals die Muster 3 und die beiden zuletzt gelernten Paare 7 und 8 nicht.

Betrachtet man die Merkmalspaare, die in den drei Gedächtnisprüfungen nicht signifikant gewählt wurden, so läßt sich dazu folgendes sagen. Merkmal 2 und 6 wurden beim zweiten Gedächtnistest nicht beherrscht, erreichten aber beim letzten Test beide die Sicherheitsgrenze. Das Musterpaar 3 hatte der Tapir schon bei dem vorherigen Gedächtnistest nicht ausreichend beherrscht, während die Merkmalspaare 7 und 8 dem Tapir bereits beim Lernen Schwierigkeiten bereitet hatten.

Vergleicht man die schlecht gelernten bzw. vergessenen Merkmale des Tapirs mit denen der Einhufer von Giebel (1958), so stellt man fest, daß das Muster 6 dem Esel, Pferd und Tapir zunächst Schwierigkeiten bereitete, von den beiden letzteren dann aber in den folgenden Tests beherrscht wurde. Muster 7 lernten nur der Tapir und der Esel nie richtig, während Merkmal 3 zunächst auch vom Pferd nicht signifikant gewählt wird, später aber dann doch beherrscht wird.

In den meisten Fällen ist der Prozentsatz der „Richtigwahlen" bei den Gedächtnisprüfungen größer als beim ersten Test nach der Andressur (vgl. Giebel 1958, Neumann 1961, 1962) (Tab. 8).

Vergleicht man die Lernkapazität und die Ergebnisse der Gedächtnisprüfungen beim Pferd, Esel, Zebra und Tapir, so wird die Hypothese von Rensch, daß bei nahe miteinander verwandten Arten die Tiere mit dem absolut größeren Gehirngewicht die besseren Leistungen aufweisen, bestätigt. Weber (1896) gibt als absolutes Gehirngewicht für ein adultes Schabrackentapir-Männchen

165 g, für einen adulten Zebrahengst 674 g an. F r e c h k o p (1928) beziffert das Gehirngewicht bei einem Pferdehengst und einer Stute mit 615 g und bei einem Eselhengst mit 385 g.

Das Pferd beherrschte 20 Merkmalspaare, der Esel 13, das Zebra 10 und der Tapir 8 Musterpaare. Es ist dabei aber zu berücksichtigen, daß die Werte jeweils immer nur von e i n e m Tier stammen. Es ist zu erwarten, daß die Werte streuen werden, wenn man mehrere Tiere einer Art auf ihre Kapazität prüfen würde.

Bei den Gedächtnisprüfungen zeigt sich ebenfalls die gleiche Regel. Bei dem abschließenden Erinnerungstest nach 4 $^1/_2$ Monaten erreichte der Tapir mit 5 Merkmalspaaren die statistisch gesicherten Richtigwahlen. Das Pferd wählte nach 3, 6 bzw. 12 Monaten noch alle Muster richtig (mit Ausnahme des Paares 13 im letzten Test), das Zebra beherrschte nach 10 $^1/_2$ Monaten ebenfalls noch alle gelernten Muster in genügendem Ausmaße. Nur der Esel fällt aus dieser Reihe heraus, er konnte nur noch 7 Aufgaben nach 3 $^1/_2$ Monaten richtig lösen. In diesem Fall wies der Tapir das bessere Gedächtnis auf.

In der Lerngeschwindigkeit folgt der Tapir nicht der R e n s c h schen Arbeitshypothese. Er lernt wesentlich schneller als alle vergleichbaren Einhufer (vgl. Tab. 7).

Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wird das Verhalten des Schabrakkentapirs *(Tapirus indicus)* und des Flachlandtapirs *(Tapirus terrestris)* beschrieben und mit dem bisher bekannten Verhalten der anderen Unpaarhufer verglichen. Außerdem wird das visuelle Lernvermögen eines Schabrackentapir-Männchens geprüft. Wenn nicht anders vermerkt, werden die beiden Tapirarten gemeinsam besprochen.

Die verschiedenen B e w e g u n g s w e i s e n und K ö r p e r h a l t u n g e n der Tapire werden dargestellt.

Bei der Nahrungsaufnahme spielt die sehr bewegliche Oberlippe (R ü s s e l) eine große Rolle. Außerdem dient sie der taktilen Orientierung. Rüssellänge und die bevorzugte Nahrung stehen bei den Unpaarhufern im Verhältnis zueinander: Zweig- und Blätterfresser haben eine mehr oder weniger verlängerte Oberlippe, Grasfresser dagegen nicht.

Die Tapire setzen ihren Kot in einem sogenannten „Kot-Zeremoniell" ab. Mit Kot wird keine Reviermarkierung vorgenommen, dagegen aber mit Harn. Harn wird in Erregung und Übersprung verspritzt.

Die Männchen flehmen wesentlich häufiger als die Weibchen. Eine dem Flehmen ähnliche Mimik konnte bei den Tapiren beobachtet werden.

Als Komfortverhalten findet sich beim Tapir Scheuern, Kratzen, Knabbern, Lecken, Treten und Stampfen, Scharren, Schütteln, Hautzuckungen, Strecken, Suhlen und Wälzen.

Das Sozialverhalten ist gering ausgebildet. Es konnte eine Drohgeste beobachtet werden. Den Ohren kommt ein optischer Signalwert zu. Die Lautäußerungen bestehen aus „Pfeifen", „Husten" und aus dem Wutlaut; der Stimmfühlungslaut zwischen Mutter und Kind ist ein etwas abgeändertes „Husten". Das Paarungsverhalten konnte vollständig beim Schabrackentapir beobachtet werden. Die einzelnen Komponenten sind Treiben, Kopf-zu-After-Stellung, Karussell, Kopf-auf-Kruppe-Legen und Rückwärtsrichten (Protokoll s. S. 106 f.).

Ambivalentes Verhalten beider Geschlechter konnte beobachtet werden. Es wird ein Vergleich des bekannten Paarungsverhaltens bei den Unpaarhuferfamilien gegeben (s. S. 108 f.). Das nur den Equiden zukommende Rossigkeitsgesicht wird nicht vom Drohen solitärer Pferdevorfahren hergeleitet, sondern es wird als Drohgesicht aufgefaßt, das erst im Moment der Herdenbildung in das Paarungsverhalten aufgenommen wurde, um den Deckakt vor den Artgenossen zu schützen. Den Tapiren fehlt nämlich das Rossigkeitsgesicht.

Der Brunftzyklus beträgt 50—80 Tage. Die Trächtigkeitsdauer liegt bei *T. terrestris* zwischen 385—402 Tagen, bei *T. indicus* zwischen 392 und 405 Tagen.

Der Verfasser hatte die Möglichkeit, 4 Geburten beim Flachlandtapir zu beobachten. Der Geburtsablauf wird beschrieben (Protokoll s. S. 118 f.).

Das Verhalten Mutter-Kind wird beschrieben; Leerlaufsaugen wurde beim Tapir beobachtet.

Die Spiele der Tapire sind reine Rennspiele, fast ausschließlich spielen die Jungtiere.

Ein Aktiogramm der Tapire wird aufgenommen. Es lassen sich zwei Tiefschlafperioden beobachten, die Gesamtdauer beträgt 160—180 Minuten. Das gesamte Verhalten der Unpaarhufer — soweit bekannt — wird zusammenfassend verglichen. Ein Teil des unterschiedlichen Verhaltens läßt sich auf die verschiedenen Körperproportionen zurückführen (s. S. 131 ff.).

Ein Schabrackentapir-Männchen wird auf sein visuelles Lernvermögen geprüft. Es galt festzustellen, ob auch für den Tapir die Hypothese von Rensch zutrifft, die besagt, daß Lernkapazität und Gedächtnis mit dem absoluten Gehirngewicht so verbunden ist, daß bei verwandten Arten die Art mit dem größeren Gehirngewicht die besseren Leistungen aufweist. Das bestätigte sich auch hier beim Vergleich zwischen den Leistungen des Tapirs und denen eines Pferdes, eines Zebras, eines Esels und eines Elefanten (s. S. 138 ff.).

Literatur

a) Verhaltenskundlicher Teil

Antonius, O.: Über Herdenbildung und Paarungseigentümlichkeiten der Einhufer. Z. Tierpsychol. *1*, 259—289 (1937).

— Die Tigerpferde. Monographien der Wildsäugetiere. (147 S.) (1951).

— Beobachtungen an Einhufern. Z. Tierpsychol. *12*, 169—174.

Backhaus, D.: Über das Kampfverhalten beim Steppenzebra (*Equus quagga* H. Smith 1841). Z. Tierpsychol. *17*, 345—350 (1960).

— Ergebnisse einer Studienreise in den Garamba-Nationalpark (Republik Kongo). 4. Mitteilung. Zum Verhalten des nördlichen Breitmaulnashorns (*Diceros simus cottoni* Lydekker 1908), Zoolog. Garten, NF *29*, 93—107 (1964).

Brehm, A.: Herausgeber O. zur Strassen, 12. Bd. 625—634 (1915).

Brown, C. E.: J. Mammalogy *17*, 10—13 (1936).

Bourdelle, E.: Ordre des perissodactyles, in Grasse, Traite de zoologie *17*, 1 Paris (1955).

Campbell, B.: The comparative myology of the forelimb of the Hippo, Pig and Tapir. Americ. J. Anat. *59*, 201—247 (1936).

Dagg, I.: The behaviour of the giraffe, Giraffa camelopardalis in the Eastern Transvaal. Proc. zool. soc. London *131*, 245—278 (1958).

Ebhardt, H.: Verhaltensweisen bei Islandpferden in einem norddeutschen Freigelände. Säugetierkdl. Mitteilungen *2*, 145—154 (1954).

— Drei unterschiedliche Verhaltensweisen von Islandpferden in norddeutschen Freigehegen. Ibid. *5*, 113—117 (1957).

— Verhaltensweisen verschiedener Pferdeformen. Ibid. *6*, 1—9 (1958).

Eibl-Eibesfeldt: Einige Bemerkungen über den Ursprung von Ausdrucksbewegungen bei Säugetieren. Z. Säugetierkde. *21*, 20—38 (1956).

— Ausdrucksformen der Säugetiere. In Kuekenthal-Krumbach, Hdb. Zool. *8*, 10 *(6)*, 1—26 (1957).

Fiedler, W.: Beobachtungen zum Markierungsverhalten einiger Säugetiere. Z. Säugetierkde. *22* 57—76 (1957).

Goethe, F. u. E.: Aus dem Jugendleben des Muffelwildes. Zoolog. Garten, NF *11*, 1—22 (1939).

Haas, G.: Untersuchungen über angeborene Verhaltensweisen bei Mähnenspringern. Z. Tierpsychol. *16*, 218—242 (1959).

Hediger, H.: Kleine Tropenzoologie. Verlag f. Recht und Gesellschaft, Basel, 2. Auflage, 224 S. (1948).

— Säugetier-Territorien und ihre Markierung. Bijdragen tot de Dierkunde *28*, 172—184 (1949).

— Unsere Zebras. Die Umschau in Wissenschaft und Technik *13* (1952).

— Tierpsychologie in Zoo und Zirkus. Verlag Friedrich Reinhardt AG, Basel, 430 S. (1961).

Heinroth, O.: Über bestimmte Bewegungsweisen der Wirbeltiere. Sitzungsbericht Ges. naturf. Freunde, Berlin, 333—342 (1929).

Hubback, Th.: The asiatic two-horned Rhinoceros. J. of Mammalogy *20*, 1—20 (1939).

Jennison, G.: Table of gestation periods and number of young. A. u. C. Black, Ltd., London (1927).

Kirchshofer, R.: Das Verhalten der Giraffengazelle, Elenantilope und des Flachland-Tapirs bei der Geburt; einige Bemerkungen zur Vermehrungsrate und Generationenfolge dieser Arten im Frankfurter Zoo. Z. Tierpsychol. *20*, 143—159 (1963).

Knappe, H.: Zur Funktion des Jacobsonschen Organs. Zoolg. Garten, NF *28*, 188—194 (1964).

Krieg, H.: In Berger, A. u. J. Schmid, Das Reich der Tiere II, Ullstein Verlag, 559 S. (1936).

— Zwischen Anden und Atlantik. C. Hanser Verlag, 492 S. (1948).

Krott, P.: Zum Verhalten des Braunbären *(Ursus arctos* L. 1758) in den Alpen. Z. Tierpsychol. *20*, 160—206 (1963).

Krummbiegel, I.: Beiträge zur Jugendentwicklung des Schabrackentapirs. Zoolog. Garten, NF, *8*, 96—99 (1936).

— Nachrichten aus zoologischen Gärten. Zoolog. Garten, NF *9*, 55—56 (1937).

Kuelhorn, F.: Säugetierkundliche Mitteilungen aus Süd-Mattogrosso. 3. Teil. Säugetierkdl. Mitteilungen *3*, 77—82 (1955).

Lang, E. M.: Beobachtungen am Indischen Panzernashorn *(Rhinoceros unicornis)*. Zoolog. Garten, NF *25*, 369—409 (1961).

Lehmann, E. v.: Über sexuelle Aberrationen bei Hausrindern. Säugetierkdl. Mitteilungen *11*, 72—75 (1963).

Lorenz, K.: Der Kumpan in der Umwelt des Vogels. J. Ornithol. *83*, 137—213 u. 289—413 (1935).

— Die angeborenen Formen möglicher Erfahrung. Z. Tierpsychol. *5*, 235—409 (1943).

— Methoden der Verhaltensforschung. In Kuekenthal-Krumbach, Hdb. Zool. *8*, 10 (1), 1—22 (1957).

— Phylogenetische Anpassung und adaptive Modifikation, Z. Tierpsychol. *18*, 139—187 (1961).

Meyer-Holzapfel, M.: Triebbedingte Ruhezustände als Ziel von Appetenzverhalten. Naturwiss. *28*, 273—280 (1940).
— Über die Bereitschaft zu Spiel- und Instinkthandlungen. Z. Tierpsychol. *13*, 442—462 (1956).

Meyer, E.: Hrsg. Neuzeitliche Viehhaltung und Tierheilkunde. Verlag Banzhaf u. Berthoud, Gütersloh, 989 S. (1953).

Naundorff, E.: Meine Begegnung mit einem Bergtapir. Zoolog. Garten, NF *20*, 51 (1953).

Naaktgeboren, C.: Beobachtungen zu der Geburt des Frettchens *(Mustela furo* L.) Bijdragen tot de Dierkunde *31*, 65—73 (1961).
— Untersuchungen über die Geburt der Säugetiere. Bijdragen tot de Dierkunde *32*, 50 S. (1963).

Naaktgeboren, C. u. W. Vandendriessche: Beiträge zur vergleichenden Geburtskunde I, Z. Säugetierkde. *27* 83—109 (1962).

Pilters, H.: Untersuchungen über die angeborenen Verhaltensweisen bei Tylopoden unter besonderer Berücksichtigung der neuweltl. Formen. Z. Tierpsychol. *11*, 213—303 (1954).

Przibam, H.: Tabul. biol. *4*, Berlin (1927).

Ripley, S. D.: Territorial and sexual behaviour in the great Indian Rhinoceros. A speculation. Ecology *33*, 570—573 (1952).

Sanborn, C. C. u. A. R. Watkins: Notes on the Malay Tapir and other game animals in Siam. J. of Mammalogy *31*, 430—433 (1950).

Schloeth, R.: Zur Psychologie der Begegnung zwischen Tieren. Behaviour *10*, 1—80 (1956).
— Das Scharren bei Rind und Pferd. Z. Säugetierkde. *23*, 139—148 (1958).

Schneider, K. M.: Das Flehmen I. Zoolog. Garten, NF *3*, 183—198 (1930).
— Das Flehmen II. Zoolog. Garten, NF *4*, 349—364 (1931).
— Das Flehmen III. Zoolog. Garten, NF *5*, 200—226 (1932).
— Das Flehmen IV. Zoolog. Garten, NF *5*, 287—297 (1932).
— Das Flehmen V. Zoolog. Garten, NF *7*, 182—201 (1934).
— Zur Fortpflanzung, Aufzucht und Jugendentwicklung des Schabrackentapirs. Zoolog. Garten, NF *8*, 83—96 (1936).

Slijper, E. J.: Die Geburt der Säugetiere. In Kuekenthal-Krumbach, Hdb. Zool. *8*, 9 (9), 1—108 (1960).

Sody, H. J. V.: Das Javanische Nashorn *Rhinoceros sondaicus*. Z. Säugetierkde. *24*, 109—240 (1959).

Tembrock, G.: Verhaltensforschung. Einführung in die Tier-Ethologie. Gustav Fischer, Jena (1961).

Thom, W. S.: The Malay Tapir *(Tapirus indicus)*. J. Bombay Nat. Hist. Soc. *38*, 479—483 (1937).

Tinbergen, N.: Die Übersprungbewegung. Z. Tierpsychol. *4*, 1—40 (1940).
— Instinktlehre. Verlag Parey Berlin u. Hamburg, 237 S. (1952).

Trumler, E.: Beobachtungen an den Böhmzebras des Georg-v.-Opel-Freigeheges für Tierforschung e. V. (Kronberg/Taunus). I. Das Paarungsverhalten. Säugetierkdl. Mitteilungen *6*, Sonderheft, 48 S. (1958).
— II. Die Hautpflege. Säugetierkdl. Mitteilungen *7*, Sonderheft, 104—125 (1959 b).
— III. Beziehungen zu Artfremden. Säugetierkdl. Mitteilungen *7*, Sonderheft. 126—141 (1959 c).

— Das „Rossigkeitsgesicht" und ähnliches Ausdrucksverhalten bei Einhufern. Z. Tierpsychol. *16*, 478—488 (1959 a).

Ullrich, W.: Zur Biologie der Panzernashörner *(Rhinoceros unicornis)* in Assam. Zoolog. Garten, NF *28*, 225—250 (1964).

Walter, F.: Zum Kampf- und Paarungsverhalten einiger Antilopen. Z. Tierpsychol. *15*, 340—379 (1958).

— Antilopenhafte Verhaltensweisen im Paarungszeremoniell des Okapis. Z. Tierpsychol. *17*, 188—210 (1960).

— Einige Verhaltensbeobachtungen am Dibatag *(Ammodorcas clarkei*, Thomas 1891). Zoolog. Garten, NF *27*, 233—261 (1963).

— Verhaltensstudien an der Gattung Tragelaphus de Blainville, 1816, in Gefangenschaft, unter besonderer Berücksichtigung des Sozialverhaltens. Z. Tierpsychol. *21*, 393—467 (1964 a).

— Einige Beobachtungen an Thomsongazellen *(Gazella thomsoni*, Günther 1884) im Ngorongoro-Krater. Z. Tierpsychol. *21*, 871—890 (1964 b).

Zeeb, K.: Paarungsverhalten von Primitivpferden in Freigehegen. Säugetierkdl. Mitteilungen *6*, 51—59 (1958).

— Das Verhalten des Pferdes bei der Auseinandersetzung mit dem Menschen. Säugetierkdl. Mitteilungen *7*, Sonderheft, 142—192 (1959 a).

— Die Unterlegenheitsgebärde des noch nicht erwachsenen Pferdes *(E. caballus)*. Z. Tierpsychol. *16*, 489—496 (1959 b).

Zeeb, K. u. A. Kleinschmidt: Beobachtungen zum Paarungsverhalten von Grevyzebras in Gefangenschaft. Z. Tierpsychol. *20*, 207—214 (1963).

b) Visuelles Lernvermögen

Altevogt, R.: Vergleichend-psychologische Untersuchungen an Hühnerrassen stark unterschiedlicher Körpergröße. Z. Tierpsychol. *8*, 75—109 (1951).

Boxberger, F. v.: Vergleichende Untersuchungen über das visuelle Lernvermögen bei weißen Ratten und weißen Mäusen. Z. Tierpsychol. *9*, 433—451 (1952).

Frechkop, S.: Remarques sur le poids du cerveau chez les mammiferes. Ann. Soc. Roy. Zool. Belgique *58*, 109—116 (1928).

Gellermann, L. W.: Chance orders of alternating stimuli in visual discrimination experiments. J. genetic psychology *42*, 206—208 (1933).

Giebel, H.-D.: Visuelles Lernvermögen bei Einhufern. Zool. Jb., Abt. Allg. Zool. *67*, 487—520 (1958).

Grzimek, B.: Gedächtnisversuche mit Elefanten. Z. Tierpsychol. *6*, 126—141 (1949).

— Gedächtnisversuche mit Pferden. Z. Tierpsychol. *6*, 445—454 (1949).

Koller, S.: Graphische Tafeln zur Beurteilung statistischer Zahlen. Verlag Th. Steinkopff, Dresden und Leipzig, 73 S. (1940).

Neumann, G.-H.: Die visuelle Lernfähigkeit primitiver Säugetiere. Z. Tierpsychol. *18*, 71—83 (1961).

— Die visuelle Lernfähigkeit eines Emus. J. Ornithol. *103*, 153—165 (1962).

Reetz, W.: Unterschiedliches visuelles Lernvermögen von Ratten und Mäusen. Z. Tierpsychol. *14*, 347—361 (1957).

Reinert, H.-J.: Akustische Dressurversuche an einem Indischen Elefanten. Z. Tierpsychol. *14*, 100—126 (1957).

Rensch, B.: Organproportionen und Körpergröße bei Vögeln und Säugetieren. Zool. Jb., Abt. Allg. Zool. *61*, 337—412 (1948).

— Neuere Untersuchungen über transspezifische Evolution. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Freiburg, 379—408 (1952).

— Die Abhängigkeit der Struktur und der Leistungen tierischer Gehirne von ihrer Größe. Naturwiss. *45*, 145—154, 175—180 (1958).

— Gedächtnis, Abstraktion und Generalisation bei Tieren. Arbeitsgem. f. Forschung, Nordrhein-Westfalen, Heft 114, Köln, 10—57 (1960).

Rensch, B. u. R. Altevogt: Visuelles Lernvermögen eines Indischen Elefanten. Z. Tierpsychol. *10*, 119—134 (1953).

— Zähmung und Dressurleistungen Indischer Arbeitselefanten. Z. Tierpsychol. *11*, 497—510 (1954).

— Das Ausmaß visueller Lernfähigkeit eines Indischen Elefanten. Z. Tierpsychol. *12*, 68—76 (1955).

Rensch, B. u. Ch. Adrian-Hinsberg: Die visuelle Lernkapazität von Leguanen. Z. Tierpsychol. *20*, 34—43 (1963).

Saxena, A.: Lernkapazität, Gedächtnis und Transpositionsvermögen bei Forellen. Zool. Jb., Abt. Allg. Zool. *69*, 63—94 (1960).

Seitz, A.: Untersuchungen über das Formensehen und optische Größenunterscheidung bei der Skudde (ostpreußisches Landschaf). Z. Tierpsychol. *8*, 423, 441 (1951).

Weber, M.: Vorstudien über das Hirngewicht der Säugetiere. Festschrift f. C. Gegenbauer, III. Teil, 104—123 (1897).

Wesley, F. u. F. D. Klopper: Visual discrimination learning in swine. Z. Tierpsychol. *19*, 93—104 (1962).

Anschrift des Verfassers:
Dr. Wolfgang von Richter,
532 Bad Godesberg,
Kurfürstenstraße 5

Lebenslauf

Am 17. Januar 1940 wurde ich als Sohn des Diplomlandwirts Wilhelm von Richter und seiner Ehefrau Marianne, geb. Staude, in Karlsruhe geboren.

Von 1946 bis 1954 besuchte ich die Volksschule in Leipzig. Anschließend war ich Schüler der Oberschule Triptis/Thüringen bis 1957. Am 5. März 1959 legte ich mein Abitur am Justinus-Kerner-Gymnasium in Heilbronn/Neckar ab.

Zum Wintersemester 1959/60 immatrikulierte ich mich an der Universität Heidelberg und belegte die Fächer Zoologie, Botanik und Chemie. Im Sommersemester 1961 wechselte ich zur Universität Kiel über. Vom Wintersemester 1961/62 bis zum Sommersemester 1965 war ich Student der Universität Erlangen-Nürnberg und beendete hier meine Studien. Herr Professor Dr. H. J. Stammer, Zoologisches Institut Erlangen, betreute die vorliegende Dissertation. Am 21. Juli 1965 bestand ich die mündliche Doktorprüfung in den Fächern Zoologie, Botanik und organische Chemie.